

Série A, n° 313.

N° D'ORDRE
970.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES,

PAR

M. AUGUSTE MICHEL

AGRÉGÉ DES SCIENCES PHYSIQUES ET NATURELLES,
PROFESSEUR AU COLLÈGE STANISLAS.

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR LA RÉGÉNÉRATION CHEZ LES ANNÉLIDES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 4 juillet 1898, devant la Commission
d'examen.

MM. G. BONNIER, *Président*

MUNIER-CHALMAS,
GIARD,

} *Examineurs.*

LILLE,
IMPRIMERIE L. DANIEL,

1898.

Série A, n° 313.

N° D'ORDRE
970.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES,

PAR

M. AUGUSTE MICHEL

AGRÉGÉ DES SCIENCES PHYSIQUES ET NATURELLES,
PROFESSEUR AU COLLÈGE STANISLAS.

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR LA RÉGÉNÉRATION CHEZ LES ANNÉLIDES.

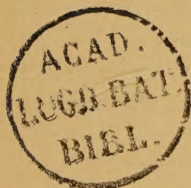
2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 4 juillet 1898, devant la Commission
d'examen.

MM. G. BONNIER, *Président*

MUNIER-CHALMAS,
GIARD,

} *Examineurs.*



LILLE,
IMPRIMERIE L. DANIEL,

1898.

UNIVERSITE DE PARIS.

FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS.

MM.

Doyen.....	DARBOUX, professeur..	Géométrie supérieure.
Professeur honoraire..	HERMITE.	
	DE LACAZE-DUTHIERS.	Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.
	TROOST	Chimie.
	FRIEDEL.	Chimie organique.
	LIPPMANN.	Physique.
	HAUTEFEUILLE	Minéralogie.
	BOUTY	Physique.
	APPELL	Mécanique rationnelle.
	DUCLAUX.....	Chimie biologique.
	BOUSSINESQ.....	Calcul des probabilités et Physique mathématique.
	PICARD.....	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.
Professeurs.....	POINCARÉ.....	Astronomie mathématique et Mécanique céleste.
	Y. DELAGE	Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.
	G. BONNIER.....	Botanique.
	DASTRE	Physiologie.
	DITTE.....	Chimie.
	MUNIER-CHALMAS....	Géologie.
	GIARD	Zoologie, Évolution des êtres organisés.
	WOLF.....	Astronomie physique.
	KCNIGS.....	Mécanique physique et expérimentale.
	VÉLAIN	Géographie physique.
	GOURSAT.....	Calcul différentiel et Calcul intégral.
	CHATIN	Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.
Professeurs adjoints...	PELLAT.....	Physique.
	PUISEUX	Mécanique et Astronomie.
Secrétaire.....	FOUSSEREAU.	

A mon Père

Au Professeur Alfred Giard

RECHERCHES

sur la

RÉGÉNÉRATION CHEZ LES ANNÉLIDES

INTRODUCTION.

La question de la Régénération, bien que datant déjà d'un siècle et demi, est encore et plus que jamais à l'ordre du jour. Si la multiplicité des faits aujourd'hui connus chez les Animaux inférieurs nous a habitués à cette idée de reproduction par boutures à la manière des Végétaux, qui a excité si vivement la curiosité des savants du XVIII^e siècle, l'intérêt de cette question n'a fait que croître en prenant une portée plus haute et plus profonde aux divers points de vue de la Biologie moderne.

En effet, la Régénération accentue un des problèmes les plus étonnants et les plus mystérieux, en montrant la tendance en fait de l'être vivant à la réalisation d'un type déterminé, non seulement dans le développement, mais aussi à l'état adulte, lorsqu'un accident l'en fait dévier. En retour la Régénération, si intimement liée à la Schizogonie éclaire de quelque lumière la nature de la Reproduction. De plus la *Blastogénie*, soit proprement dite, soit *régénérative*, chacune sous un mode spécial et dans des conditions spéciales, sont, comme l'*Embryogénie*, des formes du développement ontogénique, et elles soumettent souvent à de salutaires épreuves des théories trop systématiques, inspirées trop exclusivement par l'étude du développement ordinaire. Enfin, dans le domaine spécial des

Annélides, à l'intérêt de ces questions générales s'ajoute celui qui s'attache à l'étude de la Métamérie, de son origine et de sa différenciation.

Et cependant, cette question est encore fort peu avancée. Le fait même de la Régénération, ainsi que ses conditions et ses effets, surtout chez les *Lombrics* qui ont fourni l'objet principal des recherches de ce genre, ont prêté et prêtent encore à des contestations. Quant à l'étude du développement du bourgeon, elle a été à peine abordée, en général assez superficiellement et avec assez peu de succès; en tout cas les interprétations sont variées et contradictoires. Il pourra donc paraître utile d'apporter quelques contributions à l'étude de la Régénération chez les Annélides.

Les *Conditions et Effets* de la Régénération, tel sera l'objet de la première partie. Chez les *Lombrics*, mes observations, déjà assez anciennes, mais inédites, confirment généralement les recherches récentes de MORGAN (95) et de HESCHELER (96-97), et d'autant mieux que l'indépendance des observations se trouve par cela même plus absolue. Quant aux *Polychètes*, mes recherches, quoique encore très incomplètes, constituent jusqu'ici le seul ensemble méthodique sur ce sujet.

Le *développement* du bourgeon de Régénération fera l'objet de la deuxième partie. Grâce au soin tout particulier apporté à ce travail difficile, dont témoigne l'exposé succinct de mes essais de technique sur le présent sujet, j'ai pu, par une étude microscopique plus sérieuse, arriver chez les Oligochètes à des interprétations nouvelles, à la fois plus rationnelles et plus complètes, et entreprendre comparativement cette même recherche chez les Polychètes. Ces résultats, consignés sommairement dans deux notes préliminaires (96) sur l'origine et sur la différenciation du bourgeon de régénération caudale chez les Annélides, depuis étendus et développés dans une série d'autres notes (97-98), se sont trouvés presque immédiatement confirmés, sur divers points communs, par les publications d'autres auteurs relatives à des types voisins.

*
* *

Mes premières recherches sur ce sujet remontent à près de vingt ans: elles ont été faites au laboratoire de l'Ecole Normale, et portaient principalement sur la Régénération chez les *Lombrics*.

Quand je voulus aborder l'étude histologique du développement du bourgeon, les difficultés pratiques du sujet me firent éprouver le besoin d'une technique plus forte. Je dois remercier M. le Professeur RANVIER de l'accueil que je reçus alors dans son laboratoire, où les conseils et l'obligeance de mon bien regretté ami W. VIGNAL me furent particulièrement précieux.

Plus tard ces recherches furent reprises au Muséum dans le laboratoire de M. PERRIER. En adressant à l'éminent Professeur, l'expression de ma gratitude, je tiens à rappeler ici que les conseils, que j'avais reçus de lui longtemps auparavant vers la fin de mes études, avaient été pour moi un puissant encouragement dans la voie que dès cette époque je songeais à suivre.

Enfin ce travail a été surtout poursuivi et terminé dans les laboratoires de M. le Professeur GIARD à la Sorbonne et à Wimereux. Vivement attiré depuis longtemps par l'enseignement suggestif de ce maître d'un esprit si large et d'une érudition si sûre, je suis heureux de pouvoir lui dédier ce travail.

J'adresse en terminant un remerciement amical à M. J. BONNIER, directeur-adjoint du laboratoire, pour le concours très obligeant qu'il a bien voulu me prêter au cours de l'impression de ce mémoire.

CONDITIONS ET EFFETS DE LA RÉGÉNÉRATION.

HISTORIQUE.

L'attention venait d'être vivement attirée sur la possibilité imprévue de Régénération et Reproduction scissipare chez les Animaux par les belles et curieuses recherches de TREMBLEY (1740) sur l'hydre d'eau douce : RÉAUMUR et BONNET se livrent sur les vers de terre à des essais analogues, et constatent chez ces êtres le bourgeonnement céphalique et caudal ; mais surtout l'impulsion est donnée par l'heureuse chance de BONNET de trouver « quelques espèces de » vers d'eau douce, qui, coupées par morceaux, deviennent autant » d'animaux complets. »

Lombrics. — Ces animaux deviennent bientôt pour longtemps l'objet presque unique des expériences et des discussions.

RÉAUMUR et BONNET, qui se communiquent leurs résultats, (1742-1745), montrent que, coupés en deux ou plusieurs fragments, les Lombrics peuvent bourgeonner une queue et même une tête, non seulement à l'extrémité sectionnée des tronçons antérieur et postérieur, mais même aux deux extrémités de tronçons moyens ; cette régénération est cependant moins facile et moins rapide que dans les vers d'eau douce ; pour la régénération céphalique, si RÉAUMUR a observé des cas de régénération parfaite, il ne paraît pas en avoir été de même pour BONNET, et en tous cas ils ont souvent vu l'animal mourir avant le développement complet du bourgeon, ou même sans bourgeon.

GINANNI (1743) aurait constaté la réalité des régénérations caudale et céphalique chez les Lombrics sur presque tous les tronçons provenant de sectionnement en trois parties : mais ni le fond ni la forme de ses lettres n'inspirent grande confiance.

VANDELLI (1757-1758) conclut de ses expériences sur plusieurs centaines d'animaux à la réalité de la régénération caudale, mais non de la régénération céphalique ; il est vrai qu'il enlevait un tronçon antérieur assez grand.

SPALLANZANI (1768) comprend toute l'importance de la question, mais il ne publie que quelques résultats sous forme de courtes notices et de lettres, ainsi qu'un programme de recherches pour un grand travail qui n'a pas paru. Les conclusions de ses recherches sur deux cents Lombrics sont les suivantes : Régénération caudale, avec une limite qu'il n'indique pas avec précision, mais qu'il paraît cependant placer aussitôt après la région génitale. — Régénération céphalique pour toutes les espèces de lui connues, et plus rapide que la régénération caudale ; si le anneaux les plus antérieurs sont seuls enlevés, ils sont tous reproduits, mais lorsque le tronçon enlevé est plus grand, il y a moins d'anneaux régénérés qu'il n'en contenait ; de même le temps nécessaire à l'apparition du bourgeon et à sa formation complète augmente avec le nombre d'anneaux ; de là résulte que, au moins dans certaines espèces, la régénération disparaît à une limite qu'il ne peut cependant indiquer avec précision et d'une façon absolue, car il a encore observé des bourgeons produits sur des tronçons complètement privés de la région génitale, mais qui sont restés très petits sans développement complet. — Régénérations caudale et céphalique se produisant ensemble à la suite d'un double sectionnement antérieur et postérieur. — Régénérations successives : 1° on enlevant le bourgeon lui-même à sa base, c'est-à-dire par une section dans le même plan que l'ancienne et plusieurs fois de suite même pour la tête ; 2° en faisant une section dans l'étendue même du bourgeon, et ainsi de suite, ce qui donnait lieu finalement à une queue formée d'une suite de parties successivement de plus en plus jeunes. — Résultats négatifs de sectionnement longitudinal : pratiqué à la tête, il amenait la mort de l'animal ; à la queue, il amenait la gangrène de la partie divisée dont l'animal se débarrassait. — Régénération à l'état naturel, à la suite de mutilations d'origines diverses.

O.-Fr. MÜLLER (1771-1773) confirme la régénération caudale des Lombrics, (comme la régénération céphalique et caudale de *Naïs* et *Lumbriculus*).

VALMONT DE BOMARE (1775) nie la régénération de vers de terre sans donner d'ailleurs de détails sur ses expériences.

LEO (1820) voit les vers cicatriser la section, après s'être débarrassés, si la section est mauvaise, de demi-anneaux ou de plusieurs anneaux entiers ; mais il ne reconnaît ni la régénération caudale ni la régénération céphalique.

SANGIOVANNI (1824), ayant sectionné en deux quelques vers, constate la production de bourgeons caudaux, et de bourgeons céphaliques de quelques segments.

BOSC (1827) de nouveau n'obtient que des résultats négatifs.

DUGÈS (1828), qui d'ailleurs ne borne pas son étude à l'extérieur, observe, contrairement à ses prévisions, la formation de bourgeons et suit leur développement ultérieur : d'un ver coupé en deux, le tronçon antérieur régénère la queue, tandis que le tronçon postérieur finit par mourir sans avoir rien produit ; mais en coupant seulement 4 ou 8 anneaux antérieurs, la tête se régénère, plus lentement pour 8 que pour 4. Il confirme donc que l'existence ou l'absence de régénération céphalique dépendent du niveau de la section, sans cependant indiquer de limite précise ; mais il doute qu'en fin de compte les Lombrics soient capables de reproduction scissipare, même artificielle.

MORREN (1829) ne reconnaît pas la régénération céphalique.

WILLIAMS (1851) après une centaine d'observations (!), aux diverses époques de l'année nie la régénération des Lombrics, et même pour les autres Annélides ne l'admet que pour des espèces exceptionnelles (Naïs et quelques formes marines).

NEWPORT (1855) confirme la régénération caudale par expérimentation sur quelques individus et observe qu'en automne on trouve beaucoup d'animaux présentant des traces de régénération.

DE QUATREFAGES (1865) observe la régénération céphalique chez les Lombrics.

BAUDELLOT (1869) constate la régénération céphalique à la suite de la section de quelques anneaux.

HORST (1885) confirme de nouveau la régénération céphalique après la section de quelques anneaux et chez presque tous les animaux expérimentés.

FIELDE (1885) reconnaît les régénérations caudale et céphalique, cette dernière seulement dans le cas d'ablation de quelques anneaux, qui d'ailleurs sont tous reformés, alors que pour un nombre plus grand l'animal meurt sans régénération.

L'ensemble des travaux précédents (1) me paraît correspondre à une première période de l'histoire de la régénération chez les

(1) Ce résumé des travaux anciens a été composé en grande partie d'après l'historique très détaillé de HESCHELER (96, p. 176-207), auquel je renvoie pour l'exposé moins succinct des expériences de ces auteurs.

Annélides, pendant laquelle les observateurs semblent avoir plutôt pour but de confirmer ou d'infirmer le fait même de la Régénération ; mais, même sur cette question simple, on est tout étonné de voir, pour les Lombrics, la régénération, non seulement céphalique, mais même parfois caudale, tour à tour constatée et niée et jusqu'à une époque assez récente ; d'aussi étranges contradictions s'expliquent par le manque d'esprit critique dans les expériences, dont on ne cherche pas à préciser les conditions et les résultats : ainsi 1^o l'espèce est ordinairement pas ou mal déterminée, soit parce qu'on ne s'en est pas inquiété, ou que la description, pour les plus anciens auteurs, est insuffisante, soit, lorsque l'espèce est nommée, parce que la systématique, d'ailleurs difficile, des Lombrics était confuse avant la révision par les spécificateurs récents : or il y a suivant les espèces des différences dans l'intensité du pouvoir régénérateur ; 2^o l'expérimentation restreinte à quelques individus sert souvent de base à des conclusions prématurées : car il y a de grandes variations suivant les conditions individuelles, naturelles ou morbides ; 3^o le niveau de la section, point capital, n'est pas ou est mal indiqué : des observateurs, surtout les premiers sous le coup de l'étonnement provoqué par l'existence de la reproduction par bouture chez des animaux, se préoccupent uniquement du sort de vers coupés en deux ou trois parties égales ; cependant, ayant reconnu les sectionnements antérieurs plus favorables, on multiplie les essais de ce genre et on finit par indiquer plus ou moins exactement le nombre d'anneaux enlevés. — Et cependant de cet ensemble de recherches émergent deux travaux exacts et assez complets, remarquables surtout pour l'époque ; celui de BONNÉT surtout sur *Lumbriculus* (1741-5) et de SPALLANZANI sur les *Lombrics* (1768) : ils sont arrivés dès le début, sur le fait même et les conditions de la Régénération, à toutes les conclusions générales, encore vagues il est vrai. Après eux on piétine sur place, les uns reculant, les autres ramenant les choses au point de départ par quelques simples constatations, qui n'ont d'ailleurs pas apporté beaucoup de conviction ni de précision : en 1864 CARL VOGT ne croit pas les Lombrics capables d'être reproduits par scission parce que dans le sol, il « n'a jamais trouvé de Lombrics en voie de régénération (1) » ; encore aujourd'hui dans des ouvrages

(1) Vorlesungen über nützliche und schädliche, verkannte und verläumdete Tiere (Leipzig, 1864), p. 91.

récents on voit indiqué tantôt que les Lombrics peuvent être reproduits par scission, tantôt que chez ces animaux à la suite d'un sectionnement la queue seule peut repousser.

Tout récemment l'étude de la Régénération chez les Lombrics a été reprise avec plus de précision.

MORGAN (1895) a rapporté, dans un chapitre de son *Étude du métamérisme*, le résultat de ses recherches : la Régénération caudale ne se produit qu'exceptionnellement pour un tronçon antérieur moindre qu'une trentaine d'anneaux. — La Régénération céphalique n'a lieu qu'exceptionnellement après l'ablation de plus de 12 anneaux ; même pour une section n'enlevant que les quelques premiers anneaux, le nombre des segments régénérés est ordinairement moindre que celui des segments perdus. — Pour les sections obliques la régénération des demi-anneaux est plus facile que celle de toute la région enlevée ; dans ce dernier cas le bourgeon est perpendiculaire à la section. — Les anomalies chez *Allolobophora foetida*, soit céphaliques, soit caudales, sont très communes, même presque constantes lorsqu'il y a régénération d'un assez grand nombre de segments, plus fréquentes que dans le développement embryonnaire, et la régénération serait même leur principal origine ; elles ne dépendent pas essentiellement des conditions internes héréditaires, car elles ne se reproduisent pas dans la régénération qui suit l'ablation de parties anormales.

HESCHELER (1896, 1897), fait une étude détaillée de la Régénération et de ses conditions sur plusieurs espèces de Lombrics : Dans la régénération céphalique, lorsque le nombre de segments enlevés augmente, les réussites diminuent, la durée de formation des bourgeons devient plus longue et plus variable ; lorsque la section dépasse le 15^e anneau, le bourgeonnement devient exceptionnel ; le nombre des anneaux régénérés est ordinairement moindre, et lorsqu'un certain nombre d'anneaux ont été enlevés, ordinairement 4 seulement sont régénérés, qui représentent probablement les anneaux les plus antérieurs. — Régénérations successives, notamment dans des parties déjà régénérées. — Après des sections obliques : à la queue les parties incomplètes se détachent par autotomie et sont régénérées en totalité ; à la tête, les demi-anneaux persistent et les parties manquantes se régénèrent. — Anomalies fréquentes, par régénération céphalique, surtout là où

tous les segments sont régénérés ; une anomalie de la région céphalique ne s'est pas régénérée après ablation. — Influence des facteurs sur la rapidité de régénération : espèce ; âge, la régénération étant plus rapide chez les jeunes ; saison, influence due surtout, mais non uniquement, à la température.

RIEVEL (1896), se basant sur quelques cas déjà connus ou nouveaux de régénération céphalique par des tronçons tout à fait postérieurs et même de simples fragments, et sans paraître tenir compte des cas au contraire presque constants de régénération après ablation des premiers anneaux, prétend que « dans la règle il n'y a pas de reformation de segments » ; la régénération consisterait dans le rétablissement de la bouche et de l'anus, dès lors il ne « voit aucune notable différence entre peu ou beaucoup de segments enlevés » ; quant au bourgeonnement, exceptionnel, il ne serait qu'un épiphénomène.

Limicoles. — Les Limicoles n'étant pas directement l'objet de ce travail, je me bornerai à citer sur les conditions et les effets de la Régénération, deux travaux étendus : les anciennes observations de BONNET (1745) sur la régénération de plusieurs espèces de vers d'eau douce (*Lumbriculus*, *Naïs*, etc.), et les recherches détaillées plus récentes de BÜLOW (1883) sur *Lumbriculus*.

Polychètes. — On n'a pas encore abordé dans ce groupe l'étude méthodique des conditions et des effets de la Régénération ; on s'est borné à citer et à décrire des exemples de régénération ordinairement naturelle : la régénération caudale est tellement fréquente, puisque dans certaines espèces il suffit d'examiner un petit nombre d'individus, pour en observer des traces, qu'il n'y a pas lieu de composer à cet égard un historique ; pour la régénération céphalique beaucoup plus rare, comme il n'en a pas été fait d'étude méthodique, je me bornerai à donner dans la Bibliographie une liste de cas signalés avec les noms des auteurs correspondants.

La question de la *Régénération* s'est trouvée plus tard élargie et dominée par une question, qui lui est intimement liée, celle de la *Schizogonie*, chez les Naïdiens parmi les Oligochètes et chez les Syllidiens et quelques autres parmi les Polychètes. Il est cependant

nécessaire pour la rigueur de l'analyse de ne pas confondre ces deux problèmes.

Les mémoires récents, analysés plus haut, ne l'ont été que d'une façon très sommaire ; mais les divers points en seront repris et discutés avec les résultats de mes propres observations.

TECHNIQUE

Types. — Mes observations n'avaient d'abord pour objet que les Lombrics pour les régénérations caudale et céphalique. Parmi ces animaux, *Allolobophora foetida* s'est montré bientôt plus favorable que d'autres par son abondance dans le terreau ou le fumier, par son plus grand pouvoir régénérateur (obs. 1 à 36) [ce qui est aussi en rapport avec les résultats des expériences de HESCHELER], par la facilité qu'il présente à la numération des anneaux grâce à la bande colorée que porte chacun d'eux, enfin par ses moindres dimensions exigeant moins de coupes longitudinales pour l'étude de l'histogénie ; j'ai néanmoins fait d'assez nombreuses observations aussi sur *Lumbricus herculeus* (obs. 37 à 43). Je n'ai fait que quelques essais sur des Limicoles, sur *Lumbriculus* (obs. 44 à 47), déjà bien étudié par BONNET et par BÜLOW, et sur *Tubifex* (obs. 48 à 50), qui ne m'a pas paru très favorable au point de vue de la conservation et du bourgeonnement.

J'ai recueilli ensuite des observations et des matériaux, surtout de Régénération caudale, sur un certain nombre de Polychètes que je pouvais me procurer en quantité suffisante ; le succès variait suivant l'espèce à ne parler que de la conservation du tronçon antérieur en vue de la régénération caudale : *Typosyllis hyalina*, (obs. 67) comme on peut le deviner, vit et bourgeonne admirablement, mais je n'ai eu à ma disposition que quelques individus ; *Phyllodoce maculata* (obs. 62 et 63) se conserve et bourgeonne aussi très bien, mais il s'immobilise dans des positions contournées très gênantes pour l'orientation des coupes ; des *Capitelles* (obs. 51 à 53) sont restées en vie très longtemps, mais je n'ai pu me procurer que quelques échantillons ; *Nerine cirratulus* (obs. 61) vit encore bien

et bourgeonne facilement; les autres Polychètes soumises aux observations ont donné des pertes, par mortalité, mais avec bourgeonnement des survivants: *Eulalia viridis* (obs. 64 à 66), *Nephtys* (obs. 68 à 73) [dont je ne me suis pas astreint à déterminer spécifiquement chaque échantillon, les espèces de ce genre étant très semblables], *Nereis pelagica* (obs. 74); les Annélides suivantes surtout ont donné un fort déchet: des *Cirratules* (obs. 54 à 57) qui, ont de plus l'inconvénient par leur enroulement de gêner beaucoup l'examen des bourgeons sur le vivant, *Hediste (Nereis) diversicolor* (obs. 75) et *Aricia Mülleri* (1) (obs. 58 et 59), qui a le défaut, pour les coupes autres que sagittales, de s'immobiliser courbé.

Elevage. — Les Lombrics devant servir seulement à l'examen externe peuvent être placés dans leur milieu naturel, renouvelé de temps à autre; mais pour des animaux destinés au sectionnement, cela n'est pas possible à cause des grains de sable contenus dans le tube digestif. Je mettais donc ces vers quelques jours dans l'eau jusqu'à ce que par transparence ils parussent s'être débarrassés de cette terre; *Lumbricus herculeus* pourrait à la rigueur être laissé dans l'eau, à en juger d'après un individu qui y est resté 4 mois, et qui, alors en mauvais état, mais refait par un séjour de 2 semaines dans de la terre, a encore vécu 3 mois dans l'eau; il n'en est pas de même pour *All. foetida* que je n'ai jamais pu y laisser plus de 15 à 20 jours; après avoir essayé de mettre les vers dans un vase humide avec ou sans papier, après avoir employé la farine, dont les animaux remplissaient leur tube digestif, mais qui avait l'inconvénient d'exiger un renouvellement fréquent à cause de la fermentation, j'ai adopté le marc de café (2), qui m'a donné toute satisfaction, les vers y rampant comme dans le sol, s'en nourrissant, et y gardant longtemps un bon aspect; j'ai conservé des *All. foetida* quelques mois, parfois même jusqu'à 6 mois.

Les Polychètes vivent beaucoup mieux dans de l'eau de mer maintenue au frais, renouvelée une à deux fois par jour (à défaut d'un

(1) Dans mes notes préliminaires, cette espèce, recueillie à Wimereux, et déterminée d'après la description de ST-JOSEPH (Annélides Polychètes des Côtes de Dinard *Ann. Sc. Nat.*) portait le nom de *Scoloplos armiger*; mais maintenant cet auteur, revenant sur cette appellation, considère cette description comme se rapportant à *Aricia Mülleri* RATHKE.

(2) D'après G. VOGT et YUNG.

renouvellement continu), que dans la vase qui corrompt l'eau insuffisamment renouvelée et même le sable pur qui peut être vicié par les individus morts, ce dont on ne peut s'apercevoir comme dans l'eau. Cependant *Hediste diversicolor* a fait surgir une difficulté imprévue : des individus, même en très petit nombre, réunis dans un même vase ne tardaient pas à se rejoindre et à s'enserrer jusqu'à déterminer la gangrène ; force a été de les conserver dans du sable humide. Certaines espèces ont très bien vécu en captivité : *Phyllodoce maculata* et *Typosyllis hyalina* ont été conservés plusieurs mois sans même renouveler l'eau, et en accomplissant plusieurs régénérations successives. Par contre dans les autres espèces citées, des individus mouraient successivement, surtout des *Cirratules* dont en trois semaines il ne restait que la moitié, *Hediste diversicolor* le $\frac{1}{5}$ en un mois, *Aricia Mülleri* le $\frac{1}{5}$ en une semaine.

On peut s'étonner de constater cette mortalité dans certaines espèces qui d'ordinaire se conservent très bien : les *Cirratules* sont bien connues pour leur peu d'exigence sur la pureté de l'eau, en aquarium comme à la plage ; je conserve vivante depuis 8 mois, dans l'eau douce, une *Hediste diversicolor* entière. Le sectionnement met évidemment ces animaux dans des conditions spéciales, sans doute en permettant l'introduction de germes virulents. Cette contagion se produit aussi chez des Lombrics, comme l'a également observé HESCHELER : dans certains lots les individus ne tardent pas à mourir plus en moins rapidement ; en éloignant au plus vite les individus malades, en nettoyant le vase et en renouvelant le milieu contaminé, on ne parvient pas toujours à préserver les survivants. Vu cette contagion, il est bon de ne pas mettre ensemble trop d'animaux, et il faut être réservé dans ses conclusions sur le pourcentage.

Multiplicité des individus. — Les différences parfois considérables de pouvoir et de vitesse de régénération ainsi que de vitalité, que présentent entre eux les individus placés dans des conditions en apparence semblables, même des individus d'un même lot, et les accidents, dus à la contagion ou à des causes encore plus obscures, conduisent à multiplier les expériences, afin de ne pas asseoir sur un nombre insuffisant d'essais des conclusions prématurées. Mais ces examens répétés demandent beaucoup plus de temps et de soins que cela ne peut paraître tout d'abord, exigent une installation

étendue puisque, à cause de la contagion, il faut séparer le plus possible ces individus nombreux : la multiplicité des observations se trouve donc limitée. Bien que, dans chacune de mes séries, le nombre des individus soit souvent faible, le nombre total de vers ou de parties de vers examinés, à des intervalles rapprochés (bien plus rapprochés que les stades indiqués dans le résumé de mes observations), et pour la plupart pendant plusieurs semaines, pour certains pendant plusieurs mois, dépasse encore mille.

Sectionnement. — La régularité et la précision du sectionnement sont singulièrement facilitées chez les animaux qui sont capables d'une autotomie très nette et très facile : par exemple chez *Nephtys*, *Typosyllis hyalina*, *Lumbriculus* : il suffit d'exercer en un point de l'animal une légère pression pour voir en ce point ou un peu en avant, parfois en plusieurs points, l'animal briser nettement les parois du corps immédiatement en arrière d'un anneau ; l'autotomie peut d'ailleurs aussi bien être provoqué sur un tronçon postérieur, c'est-à-dire indépendamment de la tête. Au contraire chez les animaux qui ne présentent guère d'autotomie, il n'est plus aussi facile de faire des sections bien transversales et qui n'empiètent pas plus ou moins sur le segment suivant, et il est nécessaire de s'assurer à la loupe de la régularité de la section pour éviter la production de bourgeons asymétriquement disposés : c'est le cas de *Phyllodoce maculata*, de *Cirratulus*, etc. ; et aussi des Lombrics : car pour *All. foetida*, je ne crois pas avoir observé d'autre phénomène se rapprochant de l'autotomie qu'une constriction se produisant en avant d'une partie gangrenée et pouvant arriver très lentement à en débarrasser l'animal ; d'ailleurs HESCHELER (96, 97) qui cite un assez grand nombre d'observations d'autotomie chez les Lombrics, n'en fournit pas d'autre sorte dans l'espèce en question.

Lorsqu'une Annélide est sectionnée en deux parties, en général le tronçon postérieur est beaucoup plus excité et se démène pendant un certain temps par de violentes incurvations latérales, pour rester ensuite immobile ; au tronçon antérieur souvent l'excitation de la section ne se traduit que par une fuite plus rapide. Chez *Phyllodoce maculata* la section semble à peine exciter l'animal, dont les deux tronçons présentent seulement des mouvements de reptation plus rapide, sans allure bien différente l'un de l'autre. — Lorsque chez un Lombric on enlève les premiers anneaux antérieurs, le ver

s'enfuit à reculons en s'enfonçant par la queue, et il se comporte de même jusqu'à ce que le bourgeon céphalique ait acquis un certain développement.

RÉSULTATS.

L'étude de la régénération ne doit pas être bornée à constater le fait même de cette régénération, elle doit s'étendre à la détermination précise des conditions internes et externes, et de ses variations en vitesse et en étendue. C'est surtout chez les Lombrics, plus discutés à ce point de vue, et d'autre part plus faciles à se procurer, que j'ai dirigé spécialement mon attention sur les conditions de la régénération, et que j'ai été à même d'en constater jusqu'au bout les effets, en n'utilisant pas tous les bourgeons pour l'étude microscopique des stades de leur développement. Quelques résultats m'ont cependant aussi été fournis par l'observation continue de quelques autres Oligochètes et de quelques Polychètes pendant le développement de leurs bourgeons.

Degrés de la Régénération.

La régénération à la suite d'une amputation peut être poussée plus ou moins loin dans une évolution, où on peut distinguer les degrés suivants :

Réparation : Cicatrisation, reformation des orifices. — Lorsqu'une section quelconque est produite, un premier travail de régénération aboutit à la *cicatrisation* : la plaie se ferme d'abord par rétraction et rapprochement des bords ; puis, par la formation de nouveaux éléments dans la partie resserrée de la plaie, la continuité se rétablit entre les tissus. Lorsque cette cicatrisation ne se produit pas, par suite d'une mauvaise section, d'une incomplète rétraction laissant les organes internes former hernie, ou de l'état du ver, les parties voisines se gangrènent ; s'il s'agit de la queue, l'animal pourra encore éliminer la partie gangrénée par une autotomie plus ou moins nette, et entreprendre la cicatrisation dans de meilleures conditions ; sinon la gangrène gagnera progressivement. — La réparation comprend aussi le rétablissement des orifices, bouche et anus.

Régénération (proprement dite). — Le travail de régénération peut ensuite aboutir à la reformation de parties ; c'est surtout dans ce sens restreint que l'on emploie le terme de régénération.

Bourgeonnement. — Le premier stade de cette régénération consiste dans la formation d'un *bourgeon*. Sur la surface resserrée de la plaie, apparaît un bouton d'abord arrondi en mamelon, puis plus allongé et circonscrivant l'orifice, dans certains cas à forme plus spéciale, par exemple pointu pour la tête des Lombrics, ou acquérant une ou plusieurs saillies, ébauches de futurs cirres caudaux, pour la queue de la plupart des Polychètes.

Segmentation. — Lorsque le bourgeonnement s'est produit, le plus souvent le développement se poursuit par l'apparition de segments, à la base dans le bourgeon caudal. Chez les Polychètes on les distingue facilement par les plis qui s'accroissent davantage sur les côtés pour produire les parapodes ; — chez les Oligochètes on arrive encore à les reconnaître de bonne heure, les téguments nouveaux laissant voir par transparence la disposition interne métamérique, et notamment les anneaux vasculaires rouges ; plus tard la segmentation s'accroît, bien visible surtout chez *All. foetida* par apparition des bandes transverses colorées, dans la queue à mesure que de nouveaux segments apparaissent vers le sommet.

Réintégration. — Enfin la régénération peut aboutir à la *réintégration* de parties *achevées*, par l'allongement du bourgeon et son élargissement jusqu'à se raccorder avec le corps ancien ; mais, pendant longtemps, la partie nouvelle reste plus pâle et à anneaux plus courts. Si la partie est complètement régénérée avec tous ses anneaux et tous ses organes, la réintégration est *totale* ; sinon, elle est *partielle*, elle peut même être *réduite* au minimum.

Ainsi la régénération peut être plus ou moins complète : réparation par cicatrisation et par reformation des orifices, régénération

proprement dite soit par simple bourgeonnement, soit avec segmentation, puis réintégration, réduite, partielle (1) ou totale.

Cicatrice, mamelon, bourgeon allongé (conique, ou avec ébauche d'appendices, etc.), métamérisation (du moins de la face dorsale), anneaux nets : tels sont les traits qui nous permettront de repérer certains stades dans le développement, avec assez de précision à cause de sa rapidité, pour pouvoir comparer les états des bourgeons suivant les conditions.

Résumé des observations.

(Environ mille individus, sans compter des séries perdues pour des causes étrangères aux conditions en expérience). Ces séries d'expériences sont groupées pour chaque espèce d'après le niveau de la section.

Allolobophora foetida (plus de 300 individus).

SECTION TRANSVERSALE. — RÉGÉNÉRATION CAUDALE. — (Environ 70 individus expérimentés, + nombreux individus ayant simplement fourni des bourgeons).

- 1). — 5 derniers anneaux enlevés, *cinq* individus, étuve 22°, février. — 1 jour, cicatrice ; 8 à 9 j. bourgeon ; 23 j. tous avec vaisseau dorsal longitudinal et vaisseaux latéraux ; 26 j. 3, 4, 4, 5, 6 anneaux.
- 2). — 10 derniers anneaux enlevés, *cinq* individus, étuve 22°, février. — 1 j. cicatrice ; 8 à 9 j. bourgeon ; 19 j. un des bourgeons avec 2 vaisseaux dorsaux longitudinaux et vaisseaux latéraux ; 23 j. anneaux encore peu nets ; 26 j. 5, 5, 6, 7 anneaux, l'autre à anneaux indistincts.
- (3). — 10 derniers anneaux enlevés, *quinze* individus, étuve 28°, juillet. — 6 j. encore seulement cicatrice ; 11 j. très petit bourgeon ; 13 j. la plupart petit bourgeon, mais ensuite meurent successivement sans développer leur bourgeon.
- (4). — 20 derniers anneaux enlevés, *cinq* individus, étuve 22°, février. — 1 j. cicatrice ; 8 à 9 j. bourgeon ; 19 j. sur un individu 2 vaisseaux dorsaux longitudinaux et vaisseaux latéraux ; 22 j. tous avec ces vaisseaux, sur l'individu précédent plus avancé les 2 vaisseaux longitudinaux sont réunis dans la moitié de base, et encore séparés dans l'autre ; 26 j. 6, 7, 9, 15, 19 anneaux, pour ce dernier bourgeon de 4 $\frac{m}{m}$; 40 j. 6, 7, 13, 17 (avec anomalie par bifurcation d'un côté de la bande colorée), 20 anneaux.

(1) RIEVEL (96, p. 328) n'admet pas qu'on applique le mot *régénération* à la reformation des segments, lorsqu'elle n'est que partielle ; mais c'est là une question de mots ; et alors, a fortiori, pourrait-on lui reprocher d'appliquer cette expression à la reformation de la bouche et de l'anus qu'il considère comme la *régénération* essentielle.

- (5). — 22 derniers anneaux enlevés dans la partie postérieure présentant encore des indices d'ancienne régénération, *un* individu, étuve 23°, avril. — 6 j. bourgeon ; 10 j. bourgeon allongé avec 2 vaisseaux dorsaux longitudinaux et vaisseaux latéraux ; 13 j. 10 anneaux ; 16 j. 2 vaisseaux longitudinaux, réunis sur la moitié de base ; 1 mois 11 anneaux.
- (6). — partie postérieure enlevée, *nombreux* individus ayant fourni des bourgeons pour l'étude de l'histogénie, température du laboratoire, nourris dans marc de café. — Presque tous ont bourgeonné ; quant à la vitesse, je ne me suis plus astreint à l'évaluer ; de même que l'emploi plus ou moins hâtif de ces bourgeons n'a pas permis de noter le nombre d'anneaux reproduits.
- (7). — partie postérieure, naturellement perdue par *cinq* individus trouvés dans la terre, température du laboratoire, janvier. — 1 mois pas encore de bourgeon ; 1 mois 1/2 : deux bourgeons très petits, 3 bourgeons de 1 $\frac{m}{m}$ 1/2 à 4 $\frac{m}{m}$ de 15 à 25 anneaux ; 2 mois : un bourgeon très petit mais à segments naissants et quelques jours après ayant atteint 1 $\frac{m}{m}$ avec 8 anneaux, un bourgeon de 5 $\frac{m}{m}$ à 25 anneaux, les 3 autres plus avancés ayant encore continué à augmenter le nombre de leurs anneaux. — Trois de ces cinq bourgeons avec anomalies : deux, chacun avec une 1/2 bande intercalaire, un avec trois 1/2 bandes intercalaires, une d'un côté, deux de l'autre.
- (8). — 17, 12, 11, 8, 7, 5, 4, 3 premiers anneaux conservés, *cinq* individus pour chaque série, étuve 20° à 23°. — Morts de 6 j. à 1 j.

RÉGÉNÉRATION CAUDALE SUCCESSIVE, PAR SECTIONNEMENT SUR LE BOURGEON.

- (9). 1^{er} sectionnement (naturel), d'où *un* individu, trouvé dans la terre avec une assez longue queue régénérée de 10 $\frac{m}{m}$ et d'une quarantaine d'anneaux.
- 2^e sectionnement : — 22 derniers anneaux enlevés à ce bourgeon naturel, étuve 23°, avril. — 6 j. bourgeon, 10 j. bourgeon allongé avec 2 vaisseaux dorsaux longitudinaux et 14 paires de vaisseaux latéraux ; 13 j. 10 anneaux nets ; 16 j. les 2 vaisseaux longitudinaux sont réunis sur la moitié de base ; 1 mois 11 anneaux.
- 3^e sectionnement : — 5 derniers anneaux enlevés à ce 2^e bourgeon artificiel à 5 semaines, étuve 23°. — 9 j. bourgeon nouveau ; 3 sem. 5 anneaux + 1 anneau sans bande ; 2 mois idem.
- (10). 1^{er} sectionnement : (observ. 7).
- 2^e sectionnement (spontané) : — 16 derniers anneaux séparés du bourgeon (7) de 3 mois, température du laboratoire. — En 2 sem. bourgeon de 7 anneaux ; 2 mois après pas d'augmentation du nombre d'anneaux.
- 3^e sectionnement : — 7 anneaux du 2^e bourgeon enlevés. — 1 sem. petit bourgeon, 3 sem. 13 anneaux, 1 mois 1/2 14 anneaux.
- (11). 2^e sectionnement sur un bourgeon à peine formé : cicatrisation, puis nouveau bourgeon.

SECTION TRANSVERSALE. — RÉGÉNÉRATION CÉPHALIQUE. — (plus de 200 individus).

- (12). — 3 premiers anneaux enlevés, *cinq* individus, étuve 20°, janvier. — 2 j. pharynx dévaginé ; 3 et 4 j. pharynx rentré et cicatrice ; 6 j. mamelon ; 8 j. la plupart bourgeon conique ; 10 j. tous bourgeon conique ; 18 j. 2 à 3 anneaux ; 26 j. quatre de 2 anneaux et un de 3 ; 30 j. id.

- (13). — 4 premiers anneaux enlevés, *dix* individus, étuve 25°, mars. — 4 j. mamelon ; 7 j. bourgeon conique, quelques-uns déjà commencement de segmentation.
- (14). — 4 premiers anneaux enlevés, *dix* individus, étuve 24°, juin. — 2 j. cicatrice, 4 j. mamelon ; 6 j. bourgeon conique grand ou petit, ou mamelon ; 12 j. la plupart bourgeon conique ; 3 sem. 2 à 3 anneaux ; 6 sem. les quatre restants (les autres auparavant mis dans l'alcool) 2, 2, 3, 3 anneaux.
- (15). — 4 premiers anneaux enlevés, *cing* individus, étuve 24°, juin, nourris 1 sem. dans la farine (au lieu de terreau). — 6 j. bourgeon conique ; 12 j. bourgeons de diverses tailles ; 3 sem. 2, 3, 3, 3, 4 anneaux ; 6 sem. id.
- (16). — 4 premiers anneaux enlevés, *cing* individus, température du laboratoire environ 15°, juin, séjour 1 sem. sans nourriture dans l'eau. — 4 j. cicatrice ; 6 j. mamelon ; 12 j. bourgeons de diverses tailles ; 3 sem. petit bourgeon conique sans bandes ; 6 sem. tous 3 anneaux.
- (17). La plupart 4 ou 5 (quelques-uns 7 au plus) premiers anneaux enlevés, *quarante* individus, température 13°-16°, janvier. — 12 j. la plupart petit bourgeon, 3 sem. tous un bourgeon, sauf un qui gardant le pharynx dévaginé finit par mourir.
- (18). — 5 premiers anneaux enlevés, *cing* individus, étuve, 20°, janvier. — 3 j. cicatrice ; 6 j. mamelon ; 8 j. deux avec bourgeon conique, deux avec mamelon, un seulement avec cicatrice ; 10 j. tous bourgeon conique ; 18 j. un de 3 anneaux, les autres segmentation encore indistincte ; 20 j. 3 ou 5 anneaux nets ; 26 j. les uns 4 anneaux, les autres 5.
- (19). — 5 premiers anneaux enlevés, *trente* individus, étuve 24°, juillet. — 2 j. cicatrice ; 4 j. mamelon ; 12 j. la plupart bourgeon conique de 1^m/_m et plus ; 3 sem. très variable : quelques-uns encore mamelon, la plupart bourgeon conique, quelques-uns segmentés et quelques jours après avec bandes colorées.
- (20). — 5 premiers anneaux enlevés, *trente* individus, étuve 28°, juillet. — La moitié morts au bout de 4 j., puis les autres successivement ; 9 j. mamelon ; 2 sem. restent trois, deux avec un petit bourgeon, l'autre avec bourgeon conique ; 3 sem. celui à bourgeon conique n'a que 1/2^m/_m ; 5 sem. reste un seul avec 2 bandes.
- (21). — 7 premiers anneaux enlevés, *cing* individus, étuve 20°, janvier. — 3 j. cicatrice ; 6 j. mamelon ; 8 j. la plupart bourgeon conique ; 10 j. bourgeon conique sauf un dont la cicatrice est irrégulière ; 18 j. segmentation indistincte, celui qui était précédemment en mauvais état est mort ; 20 j. la plupart 4 anneaux peu nets, 26 j. anneaux encore peu nets, sauf un de 7 ; 30 j. taille du bourgeon et nombre d'anneaux très variables.
- (22). — 7 premiers anneaux enlevés, *dix* individus, étuve 23°, mars. — 4 j. mamelon ; 8 j. bourgeon conique.
- (23). — 8 premiers anneaux enlevés, *cing* individus, étuve 24°, juin. — 6 j. mamelon ; 12 j. bourgeon conique ; 3 sem. 3, 4, 4, 5, 6 anneaux ; 6 sem. 4, 5, 5, 5, 6 (avec anomalie en bandes bifurquée) anneaux.

- (24). — 11 premiers anneaux enlevés, *cinq* individus, étuve 23°, avril. — 2 j. cicatrice ; 6 à 12 j. mamelon ; 2 à 3 sem. bourgeon conique ; 15 j. à 30 j. segmentation commençante ; 1 mois bandes accusant 4, 4, 4, 4, 5 anneaux ; 4 à 5 mois morts.
- (25). — 12 premiers anneaux enlevés, *cinq* individus, étuve 23°, avril. — 2 j. cicatrice 6 j. à 12 j. mamelon ; 2 à 4 sem. bourgeon conique, 3 sem. un meurt sans bourgeon ; 18 à 40 j. segmentation commençante ; 8 sem. bandes accusant 5, 3, 2 anneaux, et l'autre à segmentation indistincte.
- (26). — 17 premiers anneaux enlevés, *cinq* individus, étuve 23°, avril. — 6 j. cicatrice ; 8 à 15 j. mamelon ; 1 à 3 mois morts sans bourgeon.
- (27). *Quinze* individus trouvés nouvellement sectionnés dans la terre, janvier. — Température du laboratoire : 1 mois pas de bourgeon. — Dix de ces individus conservés à la température du laboratoire : 1 mois à 1 mois 1/2 *cinq* sans bourgeon, deux petits même après 4 mois, un à segmentation indistincte, un à 4 anneaux, un (paraissant avoir été sectionné assez en avant d'après la présence du clitellum) à bourgeon de 5 anneaux et de 2^{mm}, mais n'augmentant guère après plusieurs mois. — Cinq autres des premiers individus étuve 30° pendant 1 mois, puis température du laboratoire. Un meurt, un après 1 mois 1/2 a une tête arrondie avec bouche, mais par une sorte de cicatrisation sans bourgeon, trois après 6 mois n'ont pas de bourgeon.
- (28). = Moitié postérieure conservée, *un* individu jeune. — Après 1 mois 1/2 pas de bourgeon.
- (29). = Quart postérieur (environ) trouvé dans la terre en janvier, nouvellement sectionné. — Après 1 mois 1/2 bourgeon qui n'est pas en cône pointu comme la tête et qui présente l'orifice en fente verticale semblable à l'anus, un peu plus d'une dizaine de métamères, un vaisseau dorsal d'abord double ; après plusieurs mois ce bourgeon n'avait pas augmenté. — Ce ver a été perdu au moment d'être employé à l'examen par coupes.
- (30). = Queue d'une trentaine d'anneaux conservée, très nouvellement régénérée. 1 sem. mort.
- (31). = 5, 10, 20 derniers anneaux conservés, *cinq* individus pour chaque série, étuve 22°, février. — Fragments de 5 anneaux morts de 2 à 7 j., de 10 et 20 morts de 12 à 20 j., sans bourgeon.

ECHANCRURE LATÉRALE.

- (32). N'atteignant pas le tube digestif, température assez élevée. — Resserrement des anneaux voisins ; 8 j. cicatrice resserrée avec un petit bouton ; 3 mois toujours petit bouton pointu, mais ne s'étant pas développé et au contraire ayant diminué.

ECHANCRURE LONGITUDINALE MÉDIANE.

- (33). En fente perforante sur la ligne médiane du corps, étuve 22°, février. — 1 j. blessure déjà cicatrisée et n'étant guère visible que par l'interruption des bandes.

- (34). Extrême sur les derniers anneaux, *deux* individus, étuve 22°, février. — 2 j. pour l'un les 2 moitiés meurent et se détachent; pour l'autre la moitié qui ne contient pas le vaisseau dorsal meurt seul et se détache; 9 j., — 1 mois cette autre moitié restée longue se recourbe en dedans et vient se souder avec la section produite par la séparation de la première moitié; 2 mois morts.
- (35). Extrême sur les premiers anneaux, *un* individu, étuve 22°, février. — 1 j. une moitié rétractée, l'autre pendant la marche s'allonge en s'incurvant en dedans par l'action asymétrique des muscles; 9 j. soudure entre les deux moitiés dont celle rétractée devient de plus en plus petite en se réduisant; 1 mois la petite moitié à 3 anneaux, la grande à 5; 1 mois 1/2 la petite moitié a disparu, la grande est presque en prolongement du corps, mais à marche encore asymétrique; 2 mois mort.

BOURGEONNEMENT LATÉRAL.

- (36). Après le sectionnement de (5), sur un côté de l'avant-dernier anneau restant, avait apparu une saillie étroite bientôt atteignant en longueur la largeur du ver, mais sans l'aspect caractérisé des bourgeons ordinaires, montrant par transparence des taches rouges avec ondes sanguines; après 1 sem. elle ne faisait plus de progrès; puis elle se réduisait et à 1 mois n'était plus que très petite.

Lumbricus herculeus (environ une centaine d'individus).

RÉGÉNÉRATION CAUDALE.

- (37). = Partie antérieure au moins la moitié, septembre. — Sur un certain nombre d'individus, quelques-uns seulement développent un bourgeon au bout de 1 mois 1/2, d'autres au bout de 3 mois.
- (38). = moitié et tiers antérieurs, *deux* individus un de chaque, étuve 21°, février. — 2 mois pas encore de bourgeon.
- (39). = parties antérieures courtes; meurent en quelques j.

RÉGÉNÉRATION CÉPHALIQUE (plus de 75 individus).

- (40). — 6 premiers anneaux enlevés, *quarante-cinq* individus, température (environ 15°) du laboratoire, décembre. — 1 sem. la plupart morts, il ne reste que dix, cicatrisés; 1 mois il ne reste que sept, et avec bourgeon.
- (41). = parties postérieures de longueurs diverses, *trente* individus. — Meurent successivement en quelques semaines sans bourgeon.
- (42). = moitiés et tiers postérieurs, *deux* individus, un de chaque, étuve 21°, février. — Mortes de 1 à 2 semaines.
- (43). Tripartition, température du laboratoire, avril. — Tiers moyen: bourgeon ayant atteint 1 à 2^m/_m, avec 2 vaisseaux dorsaux, aspect plutôt de bourgeon caudal, mais situé à l'extrémité antérieure et projeté en avant pendant la marche. Mort avant d'avoir achevé son développement. — Tiers postérieur: mamelon.

Lumbriculus variegatus.

- (44). Tripartition, *un* individu, juin. — 1 j. mamelons céphalique et caudal ; 2 j. bourgeons allongés ; 7 j. bourgeons longs, les caudaux de 1 à 2 fois la largeur du corps et à métamérisation visible par les vaisseaux latéraux.
- (45). Tripartition, *un* individu ayant déjà régénéré, novembre. — 2 j. partie antérieure avec bourgeon caudal, parties moyenne et postérieure cicatrice ; 4 j. partie antérieure conique, partie moyenne mamelon, partie postérieure seulement cicatrice.
- (46). = Fragments postérieurs, *quatre*, novembre. — Trois fragments très courts morts de 1 à 3 j. — Un autre long 3 j. bourgeon caudal ; 5 j. métamérisation ; 6 j. bourgeon ayant 1 fois $1/2$ la largeur du corps.
- (47). = fragment moyen, *un* long, novembre. — 3 j. bourgeons céphalique et caudal ; 1 sem. les 2 bourgeons ayant 2 fois la largeur du corps, le caudal métamérisé avec vaisseaux latéraux.

Tubifex rivulorum.

- (48). = moitiés antérieures et postérieures, un certain nombre d'individus. — Peu de bourgeons céphaliques et même caudaux, la plupart des vers se gangrènent progressivement.
- (49). = parties antérieures courtes et postérieures par section devant les cœurs, *six* individus, étuve 23°. — Tous, parties antérieures et postérieures, gangrénés de 1 à 5 j.
- (50). = fragments moyens, *deux* individus. — Pas de régénération céphalique ; régénération caudale : 7 j. bourgeon de 1 à 2 fois la largeur du corps.

Capitella.

- (51). = moitié antérieure, *deux* individus, cave (Wimereux), septembre. — 3 j. cicatrice, 7 j. bourgeons un court et un long.
- (52). = moitié antérieure, 2^e régénération, *deux* individus, laboratoire (Paris). — 5 j. cicatrice ; 2 sem. bourgeons courts ; 1 mois $1/2$ reste un avec bourgeon très long ; 4 mois les anneaux sont encore courts, mort.
- (53). = moitié postérieure, *deux* individus, laboratoire (Paris). — Mortes sans bourgeonnement, l'une après 2 mois, l'autre après 4 mois.

Cirratulus.

- (54). — derniers anneaux enlevés, *vingt et un* individus, cave (Wimereux), septembre. — 7 j. quelques-unes mortes ; 12 j. cicatrice, mais pas de bourgeon ; 17 j. restent onze : quatre avec cicatrice, deux avec bourgeon, quatre avec petit bourgeon, un avec très petit bourgeon ; 3 sem. restent neuf : deux avec cicatrice, deux avec mamelon, trois avec bourgeon conique circonscrivant l'anus, deux avec bourgeon plus ou moins allongé, ces cinq derniers métamérisés avec vaisseaux.

- (55). — derniers anneaux enlevés, *un* individu, août (température très chaude).
— 8 j. bourgeon ; 3 sem. bourgeon de $1\frac{1}{2}$ m/m.
- (56). — derniers anneaux enlevés : 2^e régénération : 35 j. bourgeon de $1\frac{1}{m}$ $1\frac{1}{2}$.
- (57). — 5 premiers anneaux enlevés, *un* individu déjà en captivité. — Partie antérieure morte en 2 j. — Partie postérieure : 3 j. cicatrice ; 11 j. bourgeon céphalique ; 2 sem. bourgeon rouge ; 3 sem. morte.

Aricia Mülleri RATHKE.

- (58). — fragment postérieur, *cinquante* individus, cave (Wimereux), septembre.
— 9 j. restent 4 : un avec cicatrice, deux avec mamelon, un bourgeon avec ébauches de cirres ; 2 sem. deux avec bourgeon, un métamérisé, un avec segments et parapodes à la base.
- (59). — fragment postérieur, *quatre* individus, cave (Wimereux), septembre. — 6 j. pas de bourgeon ; 11 j. restent deux, un avec mamelon, un avec bourgeon et ébauches de cirres.
- (60). **Spiophanes bombyx** CLFD. — *Un* individu trouvé vivant dans son tube, avec un bourgeon céphalique développé, mais encore étroit ; la section ayant été oblique laissant un $1\frac{1}{2}$ anneau à gauche, le bourgeon est perpendiculaire à la section et oblique à l'axe vers la droite ; le bourgeon présente à gauche 5 anneaux sétigères et à droite 6 par la régénération du $1\frac{1}{2}$ anneau ; le prostomium est anormal par l'existence à gauche de 3 palpes supplémentaires et par là lui-même un peu déjeté à droite. Cf.

Nerine cirratulus.

- (61). — partie postérieure enlevée, *six* individus, cave (Wimereux), septembre.
— 7 j. pas de bourgeon ; 14 j. un avec mamelon, cinq avec bourgeon plus ou moins allongé.

Phyllodoce maculata.

- (62). = moitié antérieure, *centaine* d'individus, cave (Wimereux), septembre. — 9 j. tous bourgeon avec ébauches de cirres ; 10 j. certains avec bourgeon allongé ; 12 j. certains avec base segmentée ; 13 j. depuis bourgeon à 2 ébauches de cirres jusqu'à long bourgeon segmenté ; 14 j. certains avec plusieurs segments à parapodes ; 19 j. depuis certains encore à bourgeon avec ébauches de cirres jusqu'à long bourgeon à nombreux segments, et parapodes complets à la base.
2^e régénération : presque tous les individus précédents, cave (Wimereux).
3^e régénération : Presque tous les individus précédents, laboratoire (Paris). — 3 j. cicatrice ; 5 j. mamelon ; 11 j. la plupart bourgeon avec ébauches de cirres ; 13 j. id.
- (63). = moitié postérieure, *centaine* d'individus, cave (Wimereux), septembre. — 2 j. presque toutes mortes ; restent une quinzaine mortes en 2 à 3 sem., sauf une morte seulement après 1 mois $1\frac{1}{2}$, toutes sans bourgeon céphalique.

Eulalia viridis.

- (64). — partie postérieure enlevée, *cinq* individus. — 9 j. cicatrice ; 18 j. restent trois dont un avec bourgeon à ébauches de cirres ; 3 sem. deux sans bourgeon, l'autre avec parapodes et bandes vertes ; 1 mois 1/2 tous les trois avec bourgeon de 6 à 15 segments.
- (65). — quelques anneaux antérieurs enlevés, les animaux meurent les mouvements de la trompe empêchant la cicatrisation.
- (66). = moitié postérieure, *cinq* individus. — 1 sem. tous avec cicatrice ; 2 à 3 sem. meurent, sauf un qui vit plusieurs mois, toutes sans bourgeon céphalique.

Typosyllis hyalina.

- (67). — partie postérieure enlevée, plusieurs individus. — 6 j. bourgeon plus ou moins allongé, avec cirres plus ou moins longs.
Plusieurs régénérations.

Nephtys (plus de 130 parties antérieures, à peu près autant de parties postérieures).

- (68). — partie postérieure enlevée, *quatre-vingts* individus, cave (Wimereux) septembre. — Quelques-uns seulement meurent successivement, la plupart bourgeonnent : 10 j. cicatrice, et quelques-uns mamelon ; 11 j. bourgeon, plusieurs avec ébauche de cirre ; 15 j. tous bourgeon avec cirre ; 20 j. depuis simple bourgeon jusqu'à quelques segments à la base avec parapodes et soies.
- (69). — partie postérieure enlevée, *trentaine* d'individus, température modérée août. — 1 sem. mamelon ; 10 j. certains à bourgeon sans cirre, d'autres à cirre jusqu'à 3^m/_m ; environ la moitié meurt de 10 à 15 j.
- (70). — partie postérieure enlevée, *vingtaine* d'individus, température élevée, fin août. — Morts avant 1 sem. sauf un à cicatrice et un à bourgeon avec ébauche de cirre.
- (71). — derniers anneaux enlevés, *un* individu trouvé en régénération caudale avec bourgeon de 2^m/_m de 10 anneaux et cirre de 1^{cm} ; 12 j. longueur du cirre et nombre d'anneaux restés les mêmes.
- (72). — prostomium et 2 anneaux enlevés, *un* individu, cave (Wimereux), septembre. — 4 j. bien vivant et nageant comme un individu ordinaire ; 2 sem. id. mais pas de bourgeon céphalique.
- (73). = partie postérieure, la plupart des tronçons postérieurs provenant des sectionnements précédents étaient conservés, parmi lesquels un certain nombre devenus tronçons moyens par un nouveau sectionnement postérieur : bien vivants pendant quelques jours même lorsqu'ils ont moins de 1^{cm}, ils meurent ensuite ; deux queues très actives encore au 11^e j. sont mortes ensuite sans bourgeons.

Nereis pelagica.

- (74). — partie postérieure enlevée, *trois* individus, août. — Anus fonctionnant dès le début et continuant à fonctionner; 2 j. deux avec cicatrice; 2 sem. un mort, un sans bourgeon, l'autre bourgeon avec ébauches de cirres; 3 sem. un cicatrice, l'autre avec bourgeon de 2^m/_m de 8 anneaux à parapodes avec soies, double vaisseau dorsal; 1 mois le premier à bourgeon avec cirres.

Hediste diversicolor.

- (75). — partie postérieure enlevée, *quarante* individus, cave (Wimereux), septembre, sable humide. — 18 j. la plupart morts, restent onze; 35 j. restent cinq: trois avec cicatrice ou mamelon, deux avec bourgeon et ébauches de cirres.

Réalité et intensité de la Régénération.

La Régénération est chez les Annélides un fait réel, et même, dans certaines conditions, fréquent. Pour les *Lombrics*, mes recherches confirment en général les conclusions affirmatives de la plupart des observateurs anciens et modernes, en confirmant également avec la plupart l'existence de limites à cette régénération; elles complètent pour les *Polychètes* les indications de divers auteurs disséminées dans les ouvrages de spécification.

On peut chercher à se rendre compte des causes qui ont fait méconnaître à certains observateurs toute régénération et à d'autres telle ou telle régénération dans des cas où elle existe. — Avant tout, il me semble, on n'a guère pris soin dans le compte des individus soumis aux expériences de distinguer les morts accidentelles des véritables insuccès: certains individus certainement se gangrènent et meurent parce que la cicatrisation se fait mal; mais lorsque parfois les individus même nombreux d'un même lot meurent tous et rapidement, ce ne peut être que par l'action d'une cause extérieure générale; alors, on ne peut pas dire, par exemple dans le cas de régénération céphalique, qu'ils meurent par absence d'organes importants, puisque d'autres, dans des conditions semblables par ailleurs, vivent fort longtemps incomplets, et peuvent même finir par bourgeonner après plusieurs mois (obs. 37): il faut donc bien admettre que les morts surtout précoces sont des morts accidentelles.

qu'elles ne sont pas des conséquences, mais au contraire des causes de l'impossibilité de bourgeonnement, il faut les compter parmi les insuccès d'élevage, mais non de régénération.

HESCHELER (96) remarque que certaines de ses séries, par suite de la mortalité, donnent un résultat manifestement anormal, en le comparant à d'autres séries. De semblables confusions ont dû fausser singulièrement les résultats d'autres observateurs sur certaines expériences, même portant sur des individus nombreux, puisque parfois une sorte de contagion envahit tous les animaux d'un même lot. — Un autre motif de divergence est le peu d'attention que des auteurs ont prêté au niveau de la section, facteur très important, comme on le verra plus loin. — Les individus placés dans les mêmes conditions extérieures, présentent souvent des différences assez considérables dans leur pouvoir régénérateur pour des causes difficiles à déterminer ; j'ai remarqué qu'un assez grand nombre de *Nephthys*, femelles et chargées d'œufs, mises à part pour une recherche différente, ont produit beaucoup moins de bourgeons que les autres ; je n'ose cependant affirmer qu'il y ait là autre chose qu'une coïncidence. Quoiqu'il en soit des causes des variations individuelles, elles sont positives, et certains observateurs, ayant opéré sur un nombre trop restreint d'individus ont pu être victimes de conditions défavorables, soit extérieures, soit individuelles. — On n'a peut-être pas toujours tenu compte de l'influence défavorable du froid. — Il faut noter aussi le peu de précision que les auteurs anciens ont apporté dans la détermination, ou à son défaut dans la description des espèces ; or les résultats de régénération peuvent présenter des différences plus ou moins considérables, non seulement entre types différents, par exemple le *Lumbriculus* où la régénération est si facile et les *Lombrics*, mais même entre espèces voisines, en fait et quelqu'en soit la cause, comme on peut le constater dans mes expériences par la comparaison de *Allolobophora foetida* et de *Lumbricus herculeus*.

Cependant, quelque'explication que l'on suppose, on a peine à comprendre : que WILLIAMS (51), après avoir opéré sur une centaine de vers en toutes saisons ait pu nier toute régénération ; que tout récemment RIEVEL (96), sectionnant il est vrai dans la région moyenne, mais en niant l'influence du niveau de la section, ait pu méconnaître le bourgeonnement même caudal (sauf cas exceptionnels), et, considérant la reformation de la bouche ou de

l'anus comme le fait essentiel de la Régénération, conclure : « Die Regeneration geschieht in der Regel ohne Neubildung von Segmenten » (p. 330).

D'autres auteurs n'admettent guère de limites au pouvoir régénérateur et à la reproduction par division. Après quelques auteurs anciens, on est surpris de voir précisément KORSCHULT, dont RIEVEL est l'élève, communiquant les résultats très intéressants de transplantation chez les Lombrics obtenus par son autre élève JOEST (95), énoncer une appréciation diamétralement opposée, en disant que le pouvoir régénérateur chez les Lombrics est presque étonnant « fast erstaunlich », et en présentant chez les *Lombrics* » comme phénomènes courants, à la suite de sections, les régénérations céphalique et caudale, et, par la division en deux parties ou en petits morceaux de quelques segments, l'obtention de deux nouveaux animaux se complétant avec le temps ; mais le nombre absolu, et relatif par rapport aux essais, de ces réussites n'est pas donné ; l'espèce n'est pas nommée ; l'hypothèse d'une espèce particulièrement favorable ne suffit pas pour dissiper toute contradiction ; car, dans son mémoire paru l'année suivante, RIEVEL qui cherche à montrer que la régénération n'est pas limitée à une région déterminée, ne cite de JOEST, travaillant dans le même laboratoire de Marbourg, qu'un seul cas de régénération avancée à l'aide d'un fragment (p. 326).

Ainsi la vieille opposition réapparaît implicitement, dans des circonstances assez singulières, entre les opinions extrêmes, l'une qui n'admet pas, au moins dans la règle, de régénération, et l'autre qui considère la reproduction d'un ver par division comme un phénomène normal. D'après mes observations, je ne puis que rester entre ces deux extrêmes, avec la plupart des auteurs, et particulièrement, parmi les plus récents, avec MORGAN (95) et HESCHELER (96, 97). Il suffit en effet de jeter un coup d'œil sur le résumé de mes expériences, exécutées surtout sur *All. fetida*, qui est d'ailleurs une des espèces étudiées par RIEVEL, pour voir que dans certaines conditions la règle est la régénération d'un bourgeon segmenté, alors que dans d'autres cette régénération même inachevée n'est qu'exceptionnelle.

Avant d'étudier les conditions et les effets correspondants de la régénération, je résumerai dans un tableau les observations exceptionnelles relatives aux Lombrics, qui, à ma connaissance, ont été rapportées par les auteurs, et auxquelles j'aurai à me référer dans la discussion de plusieurs points critiques.

TABEAU DES CAS EXCEPTIONNELS OBSERVÉS PAR LES AUTEURS RÉCENTS CHEZ LES LOMBRICIENS.

		RÉGÉNÉRATION		
		ANTÉRIEURE	POSTÉRIEURE	
I.	MORGAN (95).....	1 <i>All. fatida</i> — 20 segments antérieurs.	Bourg. de 45 segments.	
II.	»	1 » — 30-40 »	» de 3 et 1/2 segments.	
III.	»	1 » — 35-40 »	» au moins de 15 segments.	
IV.	HESCHELER (96) 6 cas sur 125 essais.....	1 <i>L. rubellus</i> — 23 »	Petit bourg. restant rudimentaire.	
V.	»	1 <i>All. terrestris</i> — 18 »	»	
VI.	»	1 » — 18 »	»	
VII.	»	1 » — 43 »	»	
VIII.	»	1 » — 44 »	»	
IX.	»	1 » — 54 segments = 1/3 post.	»	
X.	HESCHELER (97)....	Plusieurs <i>All. fatida</i> = moitié post..... (étud. 25 ^e)	»	
XI.	»	1 » — » »	Bourg. de 4-5 segments peu distincts	
XII.	KORSCHKE et JOEST (96).....	x —x— — » »	—x—	
XIII.	RIEVEL (96).....	1 <i>All. terrestris</i> = 1/4 post.....	Bourg. de 17 segments à la mort.	
XIV.	MICHEL (obs. 20)....	1 <i>All. fatida</i> = 1/4 post.....	» au moins 10 ^e segments (? tête) pas de développement en plusieurs mois.	
XV.	» (obs. 43)....	1 <i>L. herruleus</i> = 1/3 moy.....	Bourg. 1 ^m /m à 2 ^m /m à la mort (? tête)	
XVI.	JOEST (cité par RIEVEL (96) av. figure).	1 —x— = fragments de 8 segments du tiers post.....	Bourg. de 2 et 1/2 ^m /m ; 50 ^e de segments à la mort.	Bourg. de 4 ^m /m d'une 50 ^e de segments.
XVII.	KORSCHKE et JOEST (96).....	x —x— = fragments, même de 3 à 4 segments.....	—x—	Bourg.
XVIII.	HESCHELER (97)....	1 <i>All. terrestris</i> = 10 ^e de segments vers milieu du corps.....		Bourg.
XIX.	MORGAN (95).....	1 <i>All. fatida</i> = 24 segments antérieurs.		Longue queue.

— précédant un nombre indique qu'il s'agit d'anneaux retranchés.

= précédant un nombre indique qu'il s'agit d'anneaux conservés.

Régénération caudale.

La Régénération caudale est en général un cas relativement simple: car, les segments enlevés étant indifférents, semblables à ceux qui restent en plus ou moins grand nombre dans la partie terminale du tronçon conservé, il ne peut y avoir de troubles provenant de la disparition d'organes importants.

Pour les *Lombrics*, les auteurs ont presque tous cité des exemples de régénération caudale, et même SPALLANZANI (1768), puis NEWPORT (53), ont fait remarquer depuis longtemps combien sont fréquents dans le sol (surtout l'été et l'automne) les individus présentant des indices de régénération naturelle, queue plus étroite, ou tout au moins plus pâle et à anneaux plus serrés. — HESCHELER (96), tout en reconnaissant l'exactitude de cette observation, avoue n'avoir obtenu que dans une très faible proportion des régénérations caudales à la suite de sections artificielles à la moitié ou au tiers antérieur du corps. En particulier pour *All. foetida*, il n'a pas trouvé de ver en régénération naturelle, et quoique, à l'étuve pour l'étude de l'influence de la température, il ait obtenu la régénération artificielle chez quelques-uns, il n'ose affirmer que cette possibilité soit bien générale dans cette espèce. — Mes observations sur *L. herculeus* (obs. 37, 38) ne m'ont donné, il est vrai, qu'une proportion assez faible de cas de bourgeonnement caudal; mais, outre la précocité des morts, certains des survivants ont fini par bourgeonner au bout de quelques mois, en sorte qu'on peut penser qu'il en aurait été de même de tous, si j'avais pu les conserver assez longtemps en captivité. Quant à *All. foetida*, sur lequel surtout ont porté mes observations, le succès a été si complet, que je ne puis m'expliquer le résultat négatif de HESCHELER que par le petit nombre d'individus expérimentés par lui pour la régénération caudale: dans mes recherches, en laissant de côté de très rares séries d'individus morts rapidement, évidemment par une contagion spéciale, sur 70 individus soumis aux observations pour la régénération caudale, quelques-uns à peine (obs. 3) n'ont pas montré de bourgeon, et encore par une mort précoce résultant de conditions défavorables (probablement la température 28°), puisque tous les quinze individus de la série, même ceux qui avaient bourgeonné, n'ont pas tardé à mourir; en

autre de ces 70 individus en observation, un assez grand nombre d'autres, non seulement à l'étuve, mais aussi à la température du laboratoire, et en toute saison, sans avoir été suivis de même, m'ont fourni, assez régulièrement pour que je n'en aie jamais manqué, des matériaux pour l'étude de l'histogénie du bourgeon caudal ; c'est même cette facilité de régénération, qui, entre autres raisons, m'avait fait choisir ce type de *Lombric* ; en somme, dans cette espèce, tous les individus qui restaient vivants, c'est-à-dire presque tous ceux qui étaient en expérience, régénéraient. Enfin, à plusieurs reprises (notamment obs. 5 et 9) j'ai trouvé des vers de cette même espèce en régénération caudale naturelle.

Lumbriculus, comme on sait, régénère avec la plus grande facilité (BONNET, BÜLOW, etc. et obs. 44, 45, 46, 47). La régénération, même caudale est au contraire très difficile chez *Tubifex*, qui ordinairement ne tarde pas à se gangréner (obs. 48, 49, 50) ; la régénération caudale seule y avait été constatée par d'UDEKEM (55).

Chez les *Polychètes*, la régénération caudale est extrêmement commune : tous les zoologistes s'occupant d'Annélides marines, observent souvent dans la nature des individus terminés par un bourgeon ou montrant encore des traces de régénération caudale par un passage brusque à une partie postérieure de teinte plus pâle et composée de segments plus serrés ; la liste des cas décrits serait aussi longue qu'incomplète et inutile. Dans certaines espèces ce fait est extrêmement fréquent : DE QUATREFAGES (65) et de ST-JOSEPH (88) n'ont pas rencontré de *Marphysa sanguinea* qui n'eût les derniers segments régénérés ; ayant examiné un certain nombre de *Nereis* récoltées ensemble, je trouvai des traces de régénération presque sur la moitié des individus ; par contre *Hediste* (*Nereis*) *diversicolor*, très voisine des précédentes, mais peu exposée à l'incursion d'animaux chasseurs dans son habitat spécial (sable vaseux de l'embouchure des rivières, alternativement couvert d'eau douce et d'eau de mer), s'autotomise moins facilement et moins nettement, sa musculature étant d'ailleurs moins développée, et sur une centaine d'individus je n'ai remarqué la trace d'aucune régénération naturelle, bien que la chose fût, faiblement il est vrai, réalisable artificiellement. — Expérimentalement j'ai constaté la régénération caudale dans tous les types de Polychètes essayés : sur tous les individus de *Typosyllis hyalina*, type schizogone et à très facile autotomie, et de *Phyllodoce maculata*, toutes deux

d'ailleurs vivant facilement en captivité ; pour d'autres espèces, sur un nombre plus ou moins grand d'individus, à savoir sur *tous* ceux que n'atteint pas la gangrène : *Nereis pelagica*, *Hediste diversicolor*, *Nephtys*, *Eulalia viridis*, *Nerine cirratulus*, *Aricia Mülleri*, *Cirratulus*, *Capitella*.

Niveau de la section : limite. — Lorsque le tronçon antérieur est trop court, la région différenciée étant atteinte, les animaux meurent sans trace de régénération.

Plusieurs auteurs citent des observations de régénération par des parties antérieures assez courtes, mais sans chercher à déterminer une limite. MORGAN (95) a observé (bien qu'il ait vu mourir ordinairement les parties antérieures de moins d'une trentaine d'anneaux), un cas de régénération par une partie de 24 anneaux. (Tableau : XIX). SPALLANZANI (1768) indique une limite peu précise, en disant que toute partie antérieure avec « ovaires » (très probablement les vésicules séminales) peut régénérer une queue ; en tous cas la limite ainsi caractérisée ne pourrait se placer après le 15^e anneau. HESCHELER (96) a vu mourir sans régénération toutes les parties antérieures de moins de trente anneaux, assez rapidement à une exception près. RIEVEL (96) a vu un tronçon antérieur de 7-8 segments, se réparer, mais non bourgeonner. Je n'ai pu non plus observer de régénération sur les tronçons antérieurs de 3 à 18 anneaux que j'avais gardés après sectionnement pour l'étude de la régénération céphalique, leur mort étant même survenue en quelques jours (obs. 8).

Ce n'est cependant pas absolument la taille qui détermine cette limite pour la région antérieure ; car on a observé la régénération caudale par d'autres fragments de moindre taille (voir le Tableau) ; il y a plutôt là une question de spécialisation de la région antérieure trop grande pour que celle-ci puisse vivre séparée ; du reste BONNET déjà avait remarqué, chez *Lumbriculus*, que, si de petits fragments du corps pouvaient régénérer, il n'en était pas de même d'un fragment céphalique.

Pour les Polychètes nous manquons de documents sur ce point.

Arrêt dans la production d'anneaux. — Le nombre des anneaux augmente pendant un certain temps à l'extrémité du bourgeon ; mais l'observation prolongée plusieurs mois du bourgeon

en croissance, chez *All. foetida*, qui se prête particulièrement à cet examen par les bandes colorées, rendant chaque segment bien distinct, me donnait d'abord des nombres croissant (obs. 4, 10_{3e}), puis des nombres stationnaires (obs. 9_{3e} obs. 10_{2e}) de même par exemple chez *Nereis pelagica* (obs. 72) : cette multiplication régénérative des métamères est donc, du moins ordinairement, limitée. Il est difficile de déterminer les causes qui, agissant sur l'histogénèse, mettent fin à cette production. D'ailleurs, dans la queue, le nombre d'anneaux nouveaux augmente avec le nombre d'anneaux enlevés, au moins lorsque ce dernier nombre n'est pas très grand (obs. 1, 2, 4) ; il s'en faut cependant de beaucoup qu'il y ait proportionnalité : le second nombre est souvent moindre, parfois plus grand (obs. 1), et même, dans des régénérations successives (obs. 10_{3e}), sur un individu de cette même espèce, j'ai vu un bourgeon acquérir notablement plus d'anneaux que la portion retranchée au bourgeon précédent.

Régénération céphalique.

La Régénération d'une tête, plus surprenante que la régénération caudale, a été l'objet principal des recherches et des discussions sur la régénération des Annélides.

C'est surtout sur les *Lombrics* qu'elles ont porté. La régénération céphalique a été chez ces animaux tour à tour constatée et niée jusqu'à une époque assez récente : elle est admise pour une division quelconque du corps par RÉAUMUR et BONNET (1741-1745), GINANNI (1743) dont le succès excessif est sujet à caution, SANGIOVANNI (24) ; pour les premiers anneaux seulement, par SPALLANZANI (1768), DUGÈS (28) ; elle est rejetée par VANDELLI (1757) bien qu'ayant expérimenté sur plus de 500 vers, VALMONT DE BOMARE (1775), LEO (20), BOSCH (27), MORREN (29), WILLIAMS (51) malgré des recherches ayant porté sur une centaine d'individus ; plus récemment elle est définitivement confirmée mais surtout pour les premiers anneaux (Voir plus loin *Limites*) par DE QUATREFAGES (65), BAUDELLOT (69), HORST (85), FIELDE (85), MORGAN (95), HESCHELER (96), et moi-même déjà dans des notes antérieures (97). Parmi les causes d'erreurs indiquées plus haut, qui peuvent faire comprendre que certains observateurs n'aient pas pu constater la régénération, il

faut placer au premier rang, pour la régénération céphalique, le niveau de la section, considération souvent négligée parce qu'on avait surtout en vue la reproduction de l'animal par la division en plusieurs tronçons ; or il y a dans la situation de ce niveau une *limite*, qui sera étudiée plus loin.

Chez les Lombrics, toutes les espèces paraissent capables de régénération céphalique, comme l'avait déjà constaté SPALLANZANI pour toutes celles qu'il connaissait ; elle est cependant très rare dans la nature, ainsi que le remarque HESCHELER, qui sur un millier d'individus n'en a trouvé qu'un avec une tête régénérée de quelques anneaux. Il y a cependant dans l'intensité de ce pouvoir régénérateur d'assez grandes différences : RÉAUMUR et SPALLANZANI l'avaient indiqué ; cela résulte aussi des expériences plus précises de HESCHELER (96), relatives surtout à 5 espèces (*Lumbricus herculeus*, *L. rubellus*, *Allolobophora terrestris*, *All. caliginosa*, *All. foetida*) ; si on compare mes observations sur *All. foetida* et *L. herculeus* (obs. 13, 19, 21 et obs. 40), on voit que, non seulement en fait par la mort précoce de beaucoup d'individus de la dernière espèce, mais même, en ne tenant pas compte de ces accidents, la proportion d'individus bourgeonnés aux individus survivants est plus faible dans la seconde espèce que dans la première, où la mort est exceptionnelle et due à une mauvaise section, et où tous les survivants ont bourgeonné ; d'ailleurs, quoique HESCHELER ait été moins heureux par une mortalité plus grande, dans ses expériences, c'est encore en général *All. foetida* qui tient la tête, pour la proportion d'individus régénérés et pour le nombre de régénérations successives.

Parmi les Limicoles, à côté de *Lumbriculus* à pouvoir régénérateur si remarquable (BONNET, BÜLOW, etc. et obs. 44, 45, 47), la régénération surtout céphalique est difficile chez *Tubifex* (obs. 48, 49, 50), qui ordinairement se gangrène très vite ; D'UDEKEM (55) ne lui reconnaissait pas cette régénération céphalique.

Quant aux *Polychètes*, la régénération céphalique n'a guère été l'objet que de descriptions d'exemplaires à tête régénérée, exceptionnels comme individus, mais se rapportant à un certain nombre d'espèces, presque tous d'ailleurs d'origine naturelle. On trouvera à la Bibliographie une liste de ces exemples décrits par divers auteurs ; j'y joins l'indication (obs. 60) d'un *Spiophanes bombyx* CLPD (fig. 1, p. 49), que j'ai trouvé vivant dans son tube, avec un bourgeon encore étroit de 5 et 6 anneaux (suivant le côté). Comme régénérations à la suite de

sections artificielles, je ne puis citer que les observations suivantes : l'une de MESNIL (96) sur des *Nerine cirratulus*, des fragments quelconques ayant bourgeonné, et l'autre personnelle (obs. 57) sur une *Cirratule*, après ablation de 5 anneaux antérieurs.

Niveau de la section : limite. — Les premiers observateurs, préoccupés surtout de la question de savoir si la division grâce à la régénération équivalait à une reproduction, et pour cela sectionnant l'animal en deux ou plusieurs parties à peu près égales, ont constaté sur des tronçons postérieurs ou moyens la production de bourgeons céphaliques qui semblerait ne pas avoir été rare ; cependant déjà pour SPALLANZANI (1768), puis pour les auteurs modernes, c'est par l'ablation des anneaux antérieurs qu'on peut provoquer la régénération céphalique, ce fait étant tout au moins exceptionnel à la suite de sections portées loin de cette extrémité.

Certains auteurs n'indiquent que très vaguement l'influence du niveau de la section : pour DE QUATREFAGES (65), BAUDELLOT (69), HORST (85) cette indication n'est qu'implicite, en ce sens qu'ils ne citent de régénération céphalique que pour les premiers anneaux ; DUGÈS (28), FIELDE (85) opposent seulement la régénération des premiers anneaux à l'absence de régénération pour des sections plus éloignées. — Au contraire d'autres observateurs se livrent à une recherche approfondie : SPALLANZANI (1768), bien plus complet, quoique très antérieur aux auteurs précédents, avait montré que la régénération devenait moins facile (comme aussi, à deux points de vue qu'on étudiera plus loin, plus incomplète et plus lente) jusqu'à s'évanouir plus ou moins vite suivant les espèces, à mesure que la section était portée plus en arrière, conclusion que ne peuvent que confirmer les auteurs les plus récents. HESCHELER (96) dans une suite nombreuse d'expériences, surtout chez les cinq espèces précédemment citées, après ablation des 4-5 premiers anneaux, au total, n'obtient de bourgeons que pour moins de la moitié des individus (les $\frac{2}{3}$ pour *All. foetida* seul), alors qu'après ablation de 6-14 anneaux il en obtient les $\frac{1}{5}$; la première série est évidemment fort influencée par une mortalité accidentelle exagérée, car d'après les tableaux de recherches on peut la voir atteindre surtout tous les animaux de certains lots. Dans mes observations sur *All. foetida*, je n'ai pas inscrit quelques séries, assez rares d'ailleurs, de mortalité rapide et complète, et, ainsi dégagé, l'ensemble de mes observations

sur la régénération des 3, 4, 5, 7, 8, 11, 12 premiers anneaux (obs. 12 à 25 sauf obs. 20) donne 137 bourgeons céphaliques segmentés sur 140 individus, les trois disparus étant morts, deux (obs. 18 et 21) par suite de mauvaise cicatrisation, l'autre (obs. 25) à section plus en arrière, malgré la cicatrisation ; une des séries (obs. 20) montre bien l'influence troublante d'une action défavorable étrangère (température 28°), il en était déjà mort la moitié au bout de quelques jours, et ceux de l'autre moitié, tout en bourgeonnant pour la plupart, mouraient successivement sauf un ; bien évidemment une telle série, si contradictoire avec toutes les autres et dont la cause est bien visible, ne peut pas entrer en ligne de compte ; il est vrai que les défalcations à opérer ne sont pas toujours aussi faciles à décider. Il me semble, d'après mes observations, que l'on peut conclure que chez *All. foetida* théoriquement, c'est-à-dire en l'absence très réalisable de conditions spéciales nuisibles (température, contagé, etc.), la régénération est la règle dans la région antérieure (ablation au moins jusqu'à 12 anneaux). Chez *L. herculeus*, pour l'ablation des six premiers anneaux, je n'ai obtenu de bourgeons que pour moins de 1/6 des individus ; pour cette espèce il est difficile, vu l'écart, de dire que dans des conditions favorables tous régénèreraient.

Les auteurs ont cherché à déterminer le niveau *limite*, c'est-à-dire le niveau limitant la région où la section est suivie de régénération. SPALLANZANI s'est borné à dire qu'après ablation de toute la région génitale [partie avec « ovaires »], on pouvait encore obtenir des bourgeons, mais qui restaient très petits. MORGAN (95) chez *All. foetida* trouve que pour l'ablation de 12 segments le pouvoir régénérateur est devenu très faible et qu'après ce niveau le bourgeonnement est exceptionnel. On vient de voir que, dans la même espèce, après ablation de ces 12 segments j'ai encore obtenu (quoique plus lentement) des bourgeons segmentés sur quatre des cinq individus de la série (obs. 25) ; mais après enlèvement de 17 segments, les cinq individus de cette autre série (obs. 26) n'ont donné aucune trace de bourgeon, bien que n'étant morts qu'après 1 à 3 mois ; d'après mes observations la limite se trouve donc après le 12^e segment et avant le 17^e. HESCHELER (96, 97) a serré cette limite de plus près, en étudiant dans cette région les effets de l'ablation de la partie antérieure, de longueur croissante segment par segment : il a trouvé qu'après disparition de 15 anneaux, il n'y avait plus qu'une très faible

proportion de bourgeons, qui même ne se sont développés et segmentés que chez quelques *All. terrestres*.

Au delà de ce niveau les bourgeons sont tout à fait exceptionnels, et leur développement ultérieur encore plus rare, si tant est qu'il s'achève. — A la suite de sections en 2, 3 ou plus de tronçons, RÉAUMUR (1) n'obtient qu'une faible proportion de vers à la longue parfaits, et BONNET (1), bien qu'ayant vu se produire des bourgeons céphaliques, en ayant même figuré un long sur un tronçon moyen d'une dizaine d'anneaux, avoue que « tous les vers périrent avant » qu'il lui fût permis de voir la reproduction complète d'une partie antérieure ». Cependant GINANNI (1743) a tellement de succès, voyant presque tous les tronçons, provenant de nombreux individus de diverses espèces sectionnés en plusieurs parties, se compléter, et rapidement, qu'on ne peut se défendre de tenir ses expériences en suspicion ; plus tard aussi SANGIOVANNI (24) coupant quelques fragments en 2 parties, les verra se compléter. Mais SPALLANZANI (1768), malgré son habileté connue, ne peut citer de régénérations céphaliques, que lorsque la partie enlevée n'est pas trop grande. Pour les auteurs modernes, les faits de bourgeonnement, par des tronçons, après séparation d'une partie antérieure notable, sont tout à fait exceptionnels (Voir le tableau). De plus le bourgeon déjà parfois très tardif paraît rester inachevé : le plus grand qui ait été observé (XVI) est étroit et n'a que 2 et $1/2^m/m$ de longueur avec une cinquantaine de segments, d'autres en ont 1 ou 2 dizaines, il en est de quelques segments seulement et enfin les autres, environ la moitié, sont restés rudimentaires ; les plus développés sont morts à cet état, et, comme dans les expériences de BONNET, il ne paraît pas indiqué qu'un seul de ces bourgeons ait pu atteindre la réintégration : d'après cela, si la proposition de HESCHELER (96), qu'au delà d'un certain niveau les bourgeons restaient rudimentaires, était exagérée, il me semble que RIEVEL (96 p. 328) est mal fondé à pousser la réfutation jusqu'à dire d'après les exemples cités que parfois il y a régénération complète.

L'influence du niveau est donc des plus évidentes, et on ne comprend pas comment RIEVEL (96, p. 328) peut dire : « Ich » kann... keinen nennenswerthen Unterschied darin finden, ob

(1) Voir les citations de RÉAUMUR et de BONNET rapportées par HESCHELER (96).

» viel oder wenig Segmente entfernt worden sind » sous prétexte que la reformation de la bouche se fait aussi bien dans un cas que dans l'autre. On peut conclure avec SPALLANZANI, MORGAN, HESCHELER que le *pouvoir régénérateur diminue* en s'éloignant de l'extrémité antérieure, et que *si on ne peut pas tracer de limite absolue*, il n'en est pas moins vrai qu'il y a une *limite relative*, correspondant à l'*extrémité postérieure de la région génitale* : en *arrière* de cette limite, la régénération ne se fait *presque jamais*, et peut-être en fait ne s'achève jamais ; en *avant* elle se fait *presque toujours*, *d'autant plus facile qu'elle est plus antérieure*.

Chez les *Polychètes* j'ai pu constater la difficulté de régénération pour une section éloignée de la tête : les tronçons postérieurs, très nombreux, surtout chez *Nephtys* (obs. 73), *Phyllodoce maculata* (obs. 63) dûs aux sectionnements qui devaient provoquer la régénération caudale, bien qu'ayant la plupart une certaine longueur souvent la moitié de l'animal, bien que paraissant très vivaces le premier jour, sont morts bientôt sans me montrer jamais de régénération céphalique ; par contre deux moitiés postérieures de *Capitella* ne sont mortes qu'après 2 et 4 mois, mais sans bourgeon ; il en est de même d'une moitié postérieure d'*Eulalia viridis* ayant vécu plusieurs mois. Je dois dire que les animaux n'étaient pas dans les conditions les plus favorables, n'ayant pas eu à ma disposition d'aquarium avec de l'eau de mer constamment renouvelée. D'autre part MESNIL (96) a pu obtenir des bourgeons céphaliques sur des tronçons quelconques artificiels chez *Nerine cirratulus*. Certains exemplaires naturels à tête régénérée sembleraient indiquer une perte antérieure très notable ; mais à vrai dire, ces exemplaires sont rares. — Au reste l'étude de la régénération par des sectionnements méthodiques chez les *Polychètes* n'a pas encore été entreprise.

On a noté assez ordinairement chez les *Polychètes* l'absence dans la partie antérieure régénérée des régions digestives spécialisées (trompe, etc.), et parfois aussi sur le prostomium de certains appendices et des yeux.

Nombre d'anneaux régénérés. — Les anneaux antérieurs malgré leur spécialisation ne sont pas tous reproduits chez les *Lombrics* : comme l'avait indiqué SPALLANZANI (1768), les premiers

anneaux sont à peu près tous rétablis, tandis que pour des ablations plus étendues le nombre des anneaux régénérés se trouve moindre que celui des anneaux enlevés ; c'est ce que confirment les observations des auteurs récents. — Pour les premiers anneaux : 2 anneaux d'après MORGAN sont régénérés ; 3 anneaux enlevés sont remplacés surtout par 3 (M.), ou presque uniquement par 2 (moi : obs. 12) ; à 4 anneaux succèdent 4 et un peu plus souvent 3 (M.), ou presque uniquement 3 (moi : obs. 14, 15, 16) ; pour 5 anneaux enlevés, se trouvent régénérés 5 (FELDE, 85), 4, 3 ou 2 (M.) surtout 4 ou 3 (HESCHELER, 96 d'après l'observation d'une centaine et demie d'individus de diverses espèces), 5 ou 4 (moi : obs. 18). Ainsi les premiers anneaux sont régénérés en nombre un peu variable, mais qui le plus souvent est le même nombre ou presque. — Au delà, le nombre est encore plus variable. Le plus souvent c'est 4 ou 3 (H.), 5 ou 4 (moi : obs. 21, 22, 24, 25). Comme maxima HESCHELER a trouvé chez *All. terrestris* une fois 6 régénérés pour 9 enlevés et une autre 7 pour 12 ; chez *All. foetida* j'ai trouvé un peu plus : dans un cas 6-7 (segment bifurqué) pour 8, et même dans un autre cas 7 tous régénérés ; de même, d'après COLLIN (88) chez *Criodrilus lacuum*, la régénération céphalique, d'ailleurs rare, a reproduit chez un individu les 11 anneaux enlevés. Pour cette seconde région de la partie antérieure, je trouve sur 20 individus d'*All. foetida* (obs. 21, 23, 24, 25) des bourgeons segmentés sauf un bourgeon restant indistinctement segmenté (obs. 25) et 2 morts sans bourgeon (obs. 21, 25) ; par contre sur 63 de diverses espèces, HESCHELER (96) en trouvait 24 à bourgeon petit ou à segmentation indistincte et 13 morts sans bourgeon, mais parmi eux chez *All. foetida* sur 12 individus seulement 2 petits bourgeons et 1 mort ; on peut donc dire, que dans cette région, chez certaines espèces, la régénération assez souvent n'arrive même pas à reproduire des anneaux, mais que, chez d'autres, elle n'est guère incomplète que par le nombre. En résumé dans cette seconde région antérieure la régénération aboutit plus ou moins souvent à une réintégration, qui n'est que réduite, à savoir ordinairement de 3 à 5 anneaux. — Au delà de la région génitale, lorsqu'il y a réintégration, elle se produit, soit réduite, soit partielle, d'une façon bien tranchée. Tantôt il y a peu d'anneaux régénérés et on retrouve le nombre 3 à 5 (Tableau : I, II, XI) ; de même sur un certain nombre d'individus trouvés dans la terre fraîchement sectionnés, les seuls qui aient réintégré

une tête ont donné 4 et 5 anneaux (obs. 27). Tantôt les anneaux sont régénérés en bien plus grand nombre, de 10 à 50 (Tableau : III, XIII, XIV, XV, XVI).

Parmi les Limicoles, *Lumbriculus* d'après BÜLOW (83) régénère après amputation les anneaux qui composent la tête ; de même d'après HEPKE (96) *Naïs* reproduit les 4 anneaux de la tête.

Chez les Polychètes, la *Cirratule* dont j'avais coupé 5 anneaux antérieurs est morte avant qu'il fût possible de compter les segments régénérés (obs. 57). Quant aux têtes trouvées régénérées dans la nature, elles peuvent comprendre un assez grand nombre d'anneaux, mais le nombre unique ou très petit d'exemplaires de chaque espèce et l'ignorance du nombre d'anneaux enlevés ne permettent pas de discuter avec fruit la question du nombre d'anneaux régénérés.

Lorsque les anneaux enlevés ne sont pas tous régénérés, il se pose une question intéressante au point de vue de la théorie de la métamérie, celle de la valeur des segments reformés en l'absence des autres segments ; car le nombre d'anneaux ne paraît pas augmenter ultérieurement, une fois la tête réintégrée (obs. 24). Nous manquons de documents suffisants sur la constitution de ces segments régénérés ; on peut seulement dire que chez les Lombrics les organes génitaux ne semblent pas reconstitués et que chez les Polychètes les régions antérieures spécialisées du tube digestif manquent ordinairement. Si la plupart des anneaux régénérés sont privés de différenciation caractéristique, pourquoi, tout au moins chez les Lombrics, le nombre de ces anneaux est-il presque constant ?

Régénération céphalique et caudale.

Il n'est pas nécessaire que la partie antérieure soit intacte, pour que le bourgeonnement caudal se produise sur la section du bout postérieur, autrement dit, dans une pluripartition, des tronçons moyens peuvent régénérer une tête et une queue, dans les conditions qui ont été déterminées précédemment pour la régénération caudale et pour la régénération céphalique. Chez les Lombrics, cette double régénération simultanée, constatée depuis longtemps par RÉAUMUR et BONNET, GINANNI, et pour une ablation céphalique peu étendue par SPALLANZANI, ne peut faire actuellement l'objet d'une discussion

que pour ce qui regarde le niveau de l'ablation antérieure et la dimension absolue des fragments ; et même à ces points de vue les limites ne présenteraient rien d'absolu : BONNET figure un tronçon moyen n'ayant qu'une dizaine d'anneaux, terminé à chaque extrémité par un long bourgeon ; KORSCHLT et JOEST (95), RIEVEL (96) ont obtenu des régénérations à la fois céphaliques et caudales au moins sur des fragments de quelques anneaux seulement. Parmi les Polychètes, CAULLERY et MESNIL ont trouvé un exemplaire curieux de *Dodecaceria concharum*, un petit fragment ancien portant des bourgeons assez longs, postérieurement une queue, antérieurement à la fois une tête et une queue ; reste à savoir si la queue, placée obliquement en avant, doit être interprétée comme une régénération antérieure, ou comme un bourgeonnement latéral, la direction ayant peu d'importance.

Hétéromorphose.

Les bourgeons que j'ai vu se développer à la section antérieure de deux Lombrics, réduits l'un *All. foetida* (obs. 29, tableau : XIV) au 1/4 postérieur, l'autre *L. herculeus* (obs. 43, tableau : XV) au 1/3 moyen, ne m'ont pas frappé seulement par leur présence et par leur longueur, mais aussi par leur aspect. Le bourgeon du premier ver était plus obtus que la tête et, tout lobe antérieur manquant, l'orifice était bien visible même par une vue dorsale et en forme de fente verticale semblable à un anus, le vaisseau dorsal était d'ailleurs double et terminé comme dans un bourgeon caudal ; ce bourgeon n'a pas ensuite augmenté, et après plusieurs mois partie manquante n'était pas réintégrée. Le bourgeon du second ver avait aussi l'aspect d'une queue, avec vaisseau dorsal double ; il était d'ailleurs bien réellement situé sur la partie antérieure et il était projeté en avant pendant la marche. Malheureusement, pour l'un de ces vers, ayant trop attendu dans l'espoir de reconnaître la nature du bourgeon lorsqu'il serait complet, je l'ai retrouvé mort sans pouvoir l'utiliser ; et l'autre a été perdu par accident. Je ne peux donc pas présenter ces observations comme absolument positives.

A côté de ces indications il y a lieu de rappeler les faits semblables observés par BONNET (1745) sur des « vers blanchâtres de la 2^e espèce » qui régénèrent des queues au lieu de têtes, toutes les

fois que la section n'était pas très antérieure. De même le cas cité précédemment, d'après CAULLERY et MESNIL chez *Dodecaceria concharum*, si le bourgeon caudal antérieur doit bien être interprété comme un bourgeon de régénération antérieure, et non de bourgeonnement latéral, serait un exemple d'hétéromorphose remarquable par sa combinaison avec une autre régénération antérieure voisine, céphalique et par suite non hétéromorphosée.

Je me suis même demandé si dans les observations rapportées par divers auteurs (voir le Tableau), au moins dans les cas où il y avait d'assez nombreux anneaux régénérés, il était bien certain que la partie régénérée à l'extrémité antérieure fût une tête ; les descriptions n'en donnent pas la preuve et dans le fragment que JOEST a vu régénérer (Tableau : XVI), d'après la figure qu'en donne RIEVEL (96), le bourgeon antérieur ressemble bien plus à une queue qu'à une tête.

Ainsi peu-être les bourgeons produits en avant, de tronçons dus à des sections portées assez loin de la tête, tout au moins dans le cas où ils prennent un grand développement, ne seraient que des queues ; ce qui expliquerait la mort de l'animal sans réintégration complète. Mais, faute de documents suffisants, je ne présente cette hypothèse, qu'avec la plus extrême réserve, et simplement pour attirer l'attention sur un fait qui mériterait d'être constaté s'il était réel.

Scissiparité artificielle.

L'étude des Régénérations céphalique et caudale nous met à même de répondre, au moins d'une façon générale, à cette question : la division d'une Annélide équivaut-elle à une reproduction scissipare, par la régénération à l'aide des tronçons ?

Pour les Annélides *schizogones*, tels les *Syllidiens* et les *Naidiens*, c'est-à-dire à reproduction scissipare naturelle préparée, la chose était plus que probable et a effectivement été vérifiée ; il ne doit guère y avoir de différence entre les scissiparités naturelle et artificielle, comme entre la bouture et la marcotte chez les Végétaux, que l'ordre de succession inverse des deux faits, division et régénération.

Chez le *Lumbriculus*, les expériences de BONNET, et après lui

notamment celles de BÜLOW (83) montrent que, non seulement des fragments séparés artificiellement, et même très petits, peuvent par régénération céphalique et caudale devenir des vers complets, mais que les animaux paraissent s'autotomiser naturellement, en sorte qu'ici encore la régénération se confond avec une reproduction scissipare naturelle non spécialisée.

Chez les *Lombrics*, malgré l'opinion vulgaire, il n'en est plus de même. D'après ce qui a été dit précédemment, des tronçons antérieurs trop courts ne régénèrent pas de queues ; notamment, malgré quelques cas exceptionnels de tronçons assez courts ayant encore régénéré (le plus court ; Tableau : XIX), on n'en a pas observé, que je sache, pour des sections portées immédiatement en arrière de la région génitale ; d'autre part c'est à cette même limite que nous avons dû conclure pour la régénération céphalique ; il n'y a donc pas d'étendue commune aux deux régions de régénération, il n'y a pas de niveau de sectionnement tel que les deux fragments se complètent, du moins en général, car il faut bien se rappeler que les limites ne sont pas absolues.

Et encore est-il bien sûr que l'on puisse considérer les cas exceptionnels de bourgeonnement comme des preuves de la possibilité de scissiparité chez les *Lombrics* ? À côté des expériences quelque peu sujettes à caution de GINANNI, par lesquelles il aurait vu la division en trois parties aboutir à une reproduction assez rapidement et chez tous les individus assez nombreux expérimentés, à côté de réussites semblables de RÉAUMUR, mais sur un petit nombre seulement des individus sectionnés en deux ou plusieurs parties, et plus tard de SANGIOVANNI qui n'a essayé que quelques individus, par bipartition, à côté de ces succès anciens de multiplication par division qu'on n'a plus retrouvés depuis, ceux, d'entre les autres observateurs, comme BONNET et les auteurs des observations consignées au Tableau, qui ont pu encore constater des bourgeons sur des parties postérieures ou moyennes, provenant de sections qui laissaient des parties antérieures elles-mêmes capables de régénération, ne paraissent cependant pas les avoir jamais vu achever leur développement et donner des vers complets. En considérant même le fragment en bourgeonnement comme virtuellement complet, la division multiple ne correspondrait pas ordinairement à une reproduction multiple, la régénération de ces tronçons étant presque universellement regardée comme exceptionnelle.

Il est d'ailleurs très délicat de décider si la division a abouti à une reproduction. D'une part des tronçons sont susceptibles de survie très prolongée; il en est ainsi parfois de petits fragments: si MORGAN (95) et HESCHELER (96) voyaient ordinairement les tronçons antérieurs moindres de 30 anneaux mourir en 1 ou 2 semaines, si les parties antérieures que j'avais séparées, de 3 à 17 anneaux, mouraient de 1 à 6 j. (obs 8), par contre HESCHELER (96) a constaté sur une partie antérieure de 15 anneaux une survie de 1 mois, et d'après RIEVEL (96) un tronçon céphalique de 7-8 segments a pu reproduire l'anus; dans mes observations des tronçons postérieurs de 5, 10, 20 anneaux sont morts de 2 à 20 j. (obs. 31), mais HESCHELER (97) a vu des fragments d'une dizaine de segments vivre 1, parfois 2 à 3 mois, et RIEVEL (96) a constaté la reformation de la bouche et de l'anus sur des fragments de 3 à 4 segments; mais cette survie des tronçons ne peut faire considérer la division comme l'équivalent d'une multiplication, sans qu'il y ait réintégration au moins partielle. D'autre part, le bourgeonnement surtout pour une ablation céphalique considérable se produit souvent plusieurs mois seulement après le sectionnement (obs. 7, 37), ou le bourgeon reste des mois sans augmenter sensiblement (obs. 27); en sorte que l'observation doit être prolongée aussi longtemps que l'animal reste en vie. Enfin, en captivité, les animaux se trouvent dans des conditions défavorables, comme le montre d'ailleurs l'élevage d'animaux entiers; on peut se demander si l'absence de bourgeonnement, ou même l'arrêt dans la régénération commencée ne tient pas à ces mauvaises conditions. Il en résulte que si la scissiparité accidentelle chez les Lombrics paraît fort douteuse expérimentalement, il ne faut transporter ces conclusions qu'avec prudence à ce qui se passe dans l'état de liberté. Par contre, il est à remarquer que, à côté de la régénération caudale naturelle si fréquente, la régénération céphalique naturelle paraît très rare, puisque HESCHELER n'en a observé qu'un cas sur un millier d'individus examinés.

Chez le plus grand nombre des Polychètes, la régénération céphalique, avons-nous vu, n'est pas très facile, mais cependant, d'après certains exemplaires naturels, elle paraît pouvoir se produire après la perte de parties antérieures assez grandes pour être elles-mêmes capables de se compléter; effectivement MESNIL (96) a pu voir tout au moins bourgeonner des tronçons quelconques artificiels de *Nerine cirratulus*. Mais en somme chez les Polychètes nous manquons encore de documents suffisants.

En résumé, la reproduction *scissipare* artificielle, presque confondue avec la *schizogonie*, chez les *Syllidiens* et les *Naidiens*, facile et probablement en même temps *naturelle* chez *Lumbriculus*, est tout au moins *exceptionnelle* et *accidentelle* chez les *Lombrics*, ainsi que probablement chez la plupart des *Polychètes*, bien que théoriquement et pratiquement elle ne soit pas impossible.

Régénérations successives.

Des régénérations successives sur le même animal peuvent être provoquées, chez les diverses Annélides, en enlevant plusieurs fois tout ou partie de la queue régénérée.

Chez les Limicoles à régénération facile, les régénérations successives peuvent se produire un grand nombre de fois sur le même animal : BONNET sur *Lumbriculus* l'a observé 11 fois pour la queue, et pour la tête un individu n'est mort qu'en formant un bourgeon pour la 9^e fois ; FRAISSE a vu un *Naidien* reproduire la tête 12 fois de suite.

Chez les *Lombrics*, SPALLANZANI a obtenu des régénérations caudales successives, soit en sectionnant toujours au même niveau pour séparer le bourgeon seul et tout entier, soit en retranchant une portion seulement du bourgeon de manière à avoir finalement une queue formée d'une suite de parties successivement de plus en plus jeunes. HESCHELER a observé à l'état naturel des individus présentant deux régions successivement plus jeunes. J'ai rapporté (obs. 5, 9, 10 et 11) quelques observations personnelles sur les régénérations caudales successives chez *All. foetida* ; comme je l'ai déjà indiqué, un bourgeon avancé a reproduit dans une troisième régénération, plus d'anneaux qu'il n'y en avait eu d'enlevés par la section ; je ferai également remarquer (obs. 14) que la régénération s'est produite après sectionnement d'un bourgeon à peine formé, point sur lequel j'aurai à revenir à propos de l'histogénie. — La régénération céphalique successive dans ce même groupe a été observée d'abord par SPALLANZANI 3 fois pour le même animal. HESCHELER a de même obtenu des régénérations successives, 3 fois pour plusieurs espèces, exceptionnellement 4 et 5 fois pour *All. foetida*, où en même temps les cas de régénérations successives

se montraient plus nombreux que dans les autres espèces ; le nombre d'anneaux régénérés restait en moyenne le même

Chez les *Polychètes*, j'ai observé la régénération caudale successive toutes les fois que je l'ai provoquée : *Cirratule* (obs. 56), *Typosyllis hyalina* (obs. 67) ; une cinquantaine de *Phyllodoce maculata* (obs. 62) m'ont donné, à divers stades, chacune successivement 3 bourgeons.

Sections obliques.

D'après HESCHELER (96, 97), à l'extrémité postérieure une section oblique détermine l'autotomie brusque, ou lente par étranglement de la partie incomplète ; à la partie antérieure au contraire l'autotomie ne se produit plus, et on voit se former dans la partie régénérée des demi anneaux complémentaires, ainsi que l'a constaté aussi MORGAN, même dans un cas sur une longueur d'une douzaine d'anneaux. J'ai aussi observé la formation de demi anneaux sur des têtes régénérées d'*All. foetida* à la suite de sections obliques ; mais j'ai vu aussi sur la queue de la même espèce des fragments d'anneaux persister sur des sections mal faites ; il est vrai que HESCHELER (97) montre que l'autotomie par section est beaucoup moins nette dans cette espèce que dans d'autres. Chez un *Spiophanes bombyx* CLPD (fig. 1, p. 49) la tête régénérée sur une section oblique naturelle présentait d'un côté à titre complémentaire un demi anneau de plus que de l'autre ; chez la plupart des Polychètes notamment *Nephthys* qui s'autotomisent facilement, je n'ai pas trouvé de semblables demi anneaux dans les bourgeons naturels ou artificiels ; par contre chez *Phyllodoce maculata*, chez des *Cirratules* où l'autotomie ne se produit pas, je devais surveiller attentivement le sectionnement pour avoir des bourgeons symétriques.

La section oblique persistante, notamment toujours sur la tête, donne donc lieu à un bourgeon asymétrique, et aussi asymétriquement placé, à savoir perpendiculairement à la section d'après la loi de BARFURTH. Effectivement le bourgeon bien développé et assez long de *Spiophanes bombyx* présente cette direction. Quant au redressement ultérieur de la partie régénérée, l'adaptation fonctionnelle invoquée par BARFURTH ne paraît pas en général suffisante ; ici d'ailleurs, au moins pour le cas habituel de régénération des demi-

anneaux manquant, le mécanisme de ce redressement peut être expliqué assez simplement par l'accroissement de ces demi-anneaux nouveaux, qui rend peu à peu les deux côtés semblables.

Sections longitudinales terminales.

Des auteurs anciens ont essayé sans succès, ce qui n'est pas pour étonner, de diviser complètement un ver longitudinalement : GINANNI, puis SPALLANZANI, bien qu'il eût dans ses notes antérieures parlé sans s'expliquer d'expériences de sections longitudinales qui avaient eu un heureux résultat.

La queue a été soumise aussi par SPALLANZANI à des sections longitudinales ; les parties mouraient, puis se détachaient laissant une section libre pour une régénération ; HESCHELER (96) trouve de même que des sections longitudinales sur la queue déterminent une autotomie plus au moins rapide. Sur *All. foetida*, qu'effectivement HESCHELER (97) montre réagir beaucoup moins à la section que d'autres Lombrics, je n'ai pas toujours eu ce résultat : tantôt en effet la partie divisée mourait et le ver s'en débarrassait par étranglement lent, mais tantôt le tronçon longitudinal qui ne se trouvait pas contenir le vaisseau dorsal, se gangrénait seul et tombait, l'autre mieux irrigué était conservé et se repliait en dedans pour venir se souder avec la face de section du premier, mais finalement le ver mourait au bout d'un temps plus au moins long.

Des sections longitudinales antérieures ont aussi été essayées par SPALLANZANI ; mais très étendues sur le ver, elles en amenaient la mort. J'ai pratiqué de semblables sections, seulement sur les premiers anneaux, sur un *All. foetida* qui a vécu deux mois : des deux moitiés nécessairement inégales (une section absolument médiane, par exemple des ganglions nerveux, étant irréalisable), l'une restait rétractée, l'autre pendant la marche se projetait en avant tout en se recourbant en dedans par l'action inéquilatérale des muscles ; la moitié rétractée s'est soudée à la base de l'autre, et a diminué peu à peu ; cette autre s'est cicatrisée, tout en conservant une allure asymétrique. Mais en somme, le sectionnement longitudinal, peut-être parce qu'il n'était pas égal, n'a pas conduit à la formation de deux têtes.

Sections intermédiaires.

J'ai essayé de provoquer le bourgeonnement intermédiaire par des sections partielles en boutonnières, soit longitudinales médianes (obs. 33), soit transversales latérales (obs. 32), sur des vers endormis par le chloroforme ou l'eau tiède pour éviter l'autotomie : le travail de réparation n'a abouti qu'à la cicatrisation. Les deux bords de la plaie se rapprochaient et se soudaient : une boutonnière longitudinale et médiane, perforante, était déjà cicatrisée en 1 jour ; pour une échancrure transversale, les anneaux voisins se resserraient surtout du côté de la plaie ; au bout de quelques jours la cicatrice était formée, on y apercevait même un petit bouton pointu, mais il ne s'est pas développé et a fini par diminuer.

Ainsi ces échancrures n'ont pas déterminé de bourgeonnement. Il est vrai que dans la section transversale le tube digestif n'était pas atteint, et que d'ailleurs dans les deux cas la constriction ne pouvait avoir pour effet, aussi naturellement que dans une section transversale, d'affronter les parois somatique et intestinale ; cette raison n'est cependant pas suffisante, puisqu'on a observé chez divers animaux, et notamment parmi les Annélides chez *Allolobophora foetida* (ANDREWS, 94) des bourgeons latéraux dépourvus d'intestin et formés uniquement de la paroi du corps.

Bourgeonnement latéral.

Le bourgeonnement latéral n'existe normalement parmi les Annélides que chez *Syllis ramosa* ; mais on peut y rattacher les formes anormales *bifurquées*, dont on a décrit divers exemples chez les Lombrics et quelques autres Annélides (voir la liste à l'Index bibliographique) : la plupart de ces bifurcations sont caudales, seulement dans quelques cas céphaliques, à savoir chez *Lumbriculus*, divers *Allolobophora*, *Typosyllis variegata* ; enfin le cas de *Dodecaria concharum* est mixte avec deux branches, l'une céphalique, l'autre caudale, à l'extrémité antérieure. — L'origine ordinaire de ces formes bifurquées paraît résider dans le *bourgeonnement latéral* : effectivement, le plus souvent des deux branches l'une se présente comme un appendice sur le côté du corps dont l'autre n'est que le

prolongement; tout au moins presque toujours les deux branches sont inégales. Cependant, dans quelques cas très rares, les deux bourgeons sont en apparence, sinon absolument égaux, du moins symétriquement placés, et si, dans certains de ces cas, on peut supposer une égalisation secondaire ultérieure, dans le cas décrit chez *Typosyllis variegata*, il est difficile d'admettre que les deux têtes, non absolument égales, mais symétriques bien que restées très courtes, ne soient pas de même génération. D'ailleurs il semble que ces deux cas se retrouvent chez *Syllis ramosa*: d'après OKA, outre un mode spécial de bourgeonnement de part et d'autre d'un segment intercalaire, on observe la formation soit de bourgeons d'un seul côté, par une sorte de régénération, mais à la place d'un cirre seulement, soit de bourgeons doubles aux extrémités de branches ayant perdu leur sommet. — Dans quelques cas le lieu de bifurcation se trouve dans le plan même de la section, mais ordinairement il est soit sur la longueur du bourgeon, soit sur le corps ancien, et ici cette bifurcation ne peut être que le fait d'un bourgeonnement latéral. — Malheureusement on n'a ordinairement observé que des formes développées, trouvées au hasard: notamment il est regrettable que dans le cas de *Dodecaceria concharum* l'observation n'ait pas porté sur un état plus jeune, car il ne serait pas impossible que la branche caudale antérieure ne fût, malgré sa direction, que le résultat d'un bourgeonnement latéral simplement surajouté à une régénération céphalique normale. Cependant dans quelques cas la bifurcation est relative à un bourgeon observé dès le début, et pour certains d'entre eux, comme la bifurcation céphalique décrite et figurée par BONNET chez *Lumbriculus*, c'est bien nettement que la branche courte se montre le résultat d'un bourgeonnement latéral. Sur *Allolobophora foetida* (obs. 36) j'ai vu se former sur le côté du corps un bouton, bientôt parcouru par l'onde sanguine, mais n'ayant pas la forme ordinaire des bourgeons et ayant disparu ensuite, en sorte que j'ignore si c'était là réellement le début d'une queue latérale. — En tous cas, comme l'indique ANDREWS, la régénération paraît l'occasion principale de l'apparition des bifurcations; cependant les tentatives de production artificielle de ces formes n'ont donné à cet auteur que des résultats négatifs; j'ai fait également en vain des essais dans le but de provoquer le bourgeonnement latéral: des sections partielles de la paroi du corps en boutonnières transversales

(obs. 32) ou longitudinales (obs. 33), pratiquées sur des Lombrics. endormis par le chloroforme ou l'eau tiède pour éviter l'autotomie, ont amené, après resserrement des parties voisines, une simple cicatrisation.

Anomalies.

Certaines anomalies, notamment des bifurcations, qui se rattachent au bourgeonnement latéral, viennent déjà d'être citées. D'autres anomalies, consistant dans l'intercalation de moitiés d'anneaux d'un côté ou de l'autre, et d'ailleurs répétée dans bien des cas le long du même individu, qui ont été signalées dans les divers groupes d'Annélides [CORI (92), MORGAN (92-95), de ST-JOSEPH (92)], se retrouvent aussi dans les parties régénérées. — Dans les queues régénérées observées par MORGAN chez *All. foetida*, dans les parties développées duquel ces anomalies atteignent une forte proportion, elles ne manquaient que là où les segments étaient peu nombreux ; dans une série, sur 40 vers (parmi 525 examinés) à queue régénérée, 38 présentaient de ces anomalies. Dans mes observations, chez cette même espèce particulièrement commode à ce point de vue à cause des bandes colorées qui marquent chaque anneau, j'ai noté aussi la production d'anomalies sur la queue régénérée : sur des individus privés d'un petit nombre d'anneaux, et en régénérant peu, les chances étant peu nombreuses, la proportion d'individus anormaux est très faible, puisque sur 16 individus ayant régénéré (obs. 1, 2, 4, 5) je ne trouve qu'une seule anomalie simple (obs. 4) ; au contraire sur une série de 5 individus qui régénèrent de nombreux anneaux, je note 3 individus anormaux, dont l'un avec plusieurs anomalies (obs. 7). — Les têtes, et notamment les têtes régénérées, présentent aussi des anomalies, ainsi que l'ont signalé MORGAN (95) surtout sur *All. foetida* et HESCHELER (96) surtout sur *All. terrestris*. Dans mes observations j'ai noté un cas de ce genre sur *All. foetida* (obs. 23). D'après la remarque d'HESCHELER basée sur l'observation de 12 cas d'anomalies (1/7 des régénérations) les anomalies se trouvent surtout parmi les cas de régénération céphalique proportionnellement plus fréquente ; c'est ce que vient appuyer l'observation précédente (obs. 23) puisque, sur 5 individus ayant perdu les 8 premiers anneaux, c'est précisément celui qui

en a régénéré le plus (7-6, les autres 5, 5, 5, 4) qui présente une anomalie. Ici, il y a sans doute plus qu'une question de nombre de chances ; mais il me semble que les observations sont encore trop peu nombreuses pour qu'on puisse établir une conclusion positive. — Pour MORGAN (95), la Régénération est même l'origine principale des anomalies, car il y en a moins chez l'embryon que chez l'adulte, et leur apparition n'est pas l'effet de causes internes héréditaires ; une observation de HESCHELER, dans laquelle chez *All. foetida* une tête normale est venue remplacer une tête anormale, vient à l'appui de cette opinion. Pour CORI, et pour HESCHELER la vitesse d'accroissement aurait aussi une part dans cette production.

L'individu de *Spiophanes bombyx* CLPD (obs. 60), dont il a déjà été question pour la régénération céphalique et pour les sections obliques, offrait une anomalie particulière (fig. 1) : d'un côté (celui du demi-anneau ancien, par conséquent au bord externe de l'angle d'inclinaison) le prostomium présentait 3 appendices (sortes de palpes) supplémentaires ; je réserve une étude descriptive et anatomique plus détaillée de ce bourgeon.



FIG. 1. — Tête régénérée (naturelle) de *Spiophanes bombyx*, section oblique ; prostomium anormal. — $\times 20$.



FIG. 2. — Évolution de cirres caudaux d'abord bifurqués : l'un, série supérieure ; l'autre, série inférieure. — Grossissement moindre pour les états avancés (à droite).

A l'extrémité de bourgeons de *Nephtys* (fig. 2), à plusieurs reprises j'ai vu le mamelon, ébauche du cirre caudal, se bifurquer ;

mais la base s'allongeant la bifurcation était reportée plus loin, et d'ailleurs l'une des branches diminuait ; cette duplicité présente un certain intérêt, en ce sens qu'il est peut-être possible d'y voir la réalisation du cirre double d'autres genres.

Vitesse de Régénération.

Les moindres essais frappent l'observateur par les variations considérables dans la vitesse de régénération ; ces variations sont le fait de plusieurs facteurs. La considération de la vitesse de régénération n'est d'ailleurs évidemment qu'un point de vue spécial de l'étude de la Régénération et on doit retrouver d'une façon concordante les conditions relatives à la possibilité et à l'intensité de la régénération.

Niveau de la section. — Chez les Lombrics, la fréquence, quand ce n'est pas la possibilité même, de la régénération, dépendant du niveau de la section, il est évident que la durée de la régénération, comptée depuis la section jusqu'à l'apparition respective des divers stades, doit augmenter en s'approchant du niveau pour lequel elle ne se produit que d'une façon exceptionnelle, la durée, là où elle n'a plus lieu, prenant une valeur limite infinie.

La régénération caudale, le niveau critique se trouvant très antérieur, paraît se faire toujours à peu près avec la même vitesse, quelle que soit la taille de la portion retranchée (obs. 1, 2, 3).

Pour la régénération céphalique, la variation de vitesse jusqu'au niveau critique est bien manifeste. SPALLANZANI avait déjà montré que la durée de régénération augmentait avec le nombre d'anneaux enlevés. DUGÈS avait trouvé une différence de vitesse assez grande pour 4 et 8 anneaux enlevés ; mais, pour HESCHELER, jusqu'au 8^e anneau la vitesse est la même ; parmi mes observations, je trouve dans une première série (obs. 12, 18, 21, à 20°) le même résultat pour 3, 5, 7 anneaux enlevés, et dans une deuxième série (obs. 14, 23, à 24°) une très légère différence pour 4 ou 8 anneaux enlevés ; mais en somme que la variation devienne sensible à partir d'un niveau situé un peu plus ou un peu moins en avant, cela n'a pas grande importance. Au delà du 8^e anneau, les expériences de HESCHELER (96) mettent nettement en évidence une augmentation de plus en plus

prononcée de la durée moyenne et en même temps de ses variations individuelles ; deux résultats que confirment mes observations (obs. 23, 24-25) pour 8 ou 11-12 anneaux enlevés.

Comparaison des Régénérations caudale et céphalique. — La vitesse de régénération de la queue serait chez les Lombrics plus grande que celle de la tête d'après BONNET et d'après RIEVEL, tandis qu'elle serait plus petite d'après SPALLANZANI ; mais les premiers auteurs observaient des vers coupés en deux ou plusieurs parties à peu près égales, tandis que le dernier ne provoquait la régénération céphalique que par l'ablation des premiers anneaux ; effectivement j'ai trouvé que dans cette dernière condition la régénération céphalique était plutôt plus rapide que la régénération caudale (obs. 1-3 et 12-23). Cela étant, il est évident que, lorsque le niveau de section s'éloigne, la régénération céphalique doit devenir plus longue, puisqu'en fait elle devient ordinairement très tardive ou même ne se produit plus du tout.

Régénérations successives. — La durée augmente dans les régénérations successives d'après les observations de HESCHELER sur la régénération céphalique des Lombrics, et les miennes sur la régénération caudale chez *All. foetida* (obs. 9, 10), chez une *Capitella* (obs. 51, 52), et surtout chez *Phyllodoce maculata* d'après la comparaison d'une centaine d'individus à la 1^{re} et à la 3^e régénération (obs. 62). On peut seulement se demander quelle part dans ce retard revient d'une part à l'épuisement de l'animal par le travail répété de la régénération, et d'autre part aux mauvaises conditions de la captivité ; il faudrait pour effectuer ce départ, comparer les animaux en régénération nouvelle avec des animaux régénérant pour la première fois après une captivité d'égale durée, et encore les conditions ne seraient-elles pas absolument les mêmes, l'alimentation étant plus ou moins suspendue au début de la régénération, surtout pour la régénération céphalique. De même dans la reproduction (notamment la schizogonie plus étroitement comparable), les générations successives, malgré l'alimentation, épuisent l'animal : elles peuvent néanmoins être nombreuses, mais ici il faut tenir compte de l'adaptation.

Individus. — Les variations sont manifestes, parfois très grandes, entre des individus de la même série, par conséquent

soumis aux mêmes conditions extérieures ; il suffit pour en juger de parcourir mes observations particulièrement sur *All. foetida*, *L. herculeus*, *Phyllodoce maculata*, *Nephthys*, chez lesquels elles ont porté sur un grand nombre d'individus. Comme l'a indiqué HESCHELER (96) ces différences sont d'autant plus grandes entre les individus que la régénération est plus difficile par le niveau reculé de la section (obs. 12-25). Ces différences sont telles, qu'il est impossible de caractériser pour l'étude de l'histogénie les divers stades par les âges correspondants des bourgeons. Parmi les facteurs de ces variations individuelles on peut distinguer l'âge de l'animal : HESCHELER (96) chez *All. terrestris* remarque que les jeunes individus bourgeonnent plus vite ; chez *Nephthys* les petits individus m'ont en effet toujours paru plus hâtifs dans la production de bourgeons. Mais il doit évidemment y avoir bien d'autres conditions internes absolument individuelles, comme on en aperçoit dans tous les êtres et à tous les points de vue.

Espèce. — Non seulement les espèces de groupes différents présentent pour la vitesse de régénération, comme pour le pouvoir régénérateur même, les degrés les plus divers, mais encore des espèces voisines peuvent montrer à ce point de vue des différences notables. RÉAUMUR et SPALLANZANI avaient déjà signalé ces différences, mais il est difficile de reconnaître les espèces qui ont été l'objet de leurs observations. Parmi les 5 espèces étudiées par HESCHELER (96) *L. herculeus*, *L. rubellus*, *All. terrestris*, *All. caliginosa*, *All. foetida*, c'est cette dernière qui témoigne de la plus grande vitesse de régénération, et c'est ce qui résulte aussi de la comparaison de mes observations sur *L. herculeus* et *All. foetida*. Mais ces différences peuvent tenir autant à une facilité variable d'acclimatation au régime de captivité, notamment au jeûne ou à l'alimentation fournie aux animaux en expériences, qu'aux aptitudes propres à ces espèces.

Température et Saison. — L'influence étroite de la *température*, si générales pour les phénomènes biologiques, est reconnue par tous les auteurs qui y ont porté attention. HESCHELER (96) a fait des expériences avec un thermostat : à 35° toutes les espèces essayées mouraient ; à 30° *All. foetida*, adapté à une température souvent élevée par fermentation du fumier ou du terreau, développait un bourgeon céphalique segmenté, en moins de 2 semaines, alors

que les individus des autres espèces étaient morts sans régénération ; mais en fait ces observations sont plutôt relatives à la résistance des diverses espèces ; dans cet ordre d'idées, j'ai constaté chez *All. foetida* à 28° une mortalité (obs. 3, 20), qui contraste avec le bon état des animaux dans les autres séries. Pour ce qui est réellement de la vitesse de régénération, mes observations variées chez cette espèce à des températures diverses pour certaines des séries, ayant les autres conditions communes, fournissent quelques indications : pour l'ablation des 4 premiers anneaux, vers 15° (obs. 16) la vitesse de régénération céphalique est plus petite qu'à 24-25° (obs. 13, 14, 15) ; pour l'ablation des 5 premiers, la vitesse est à peu près la même à 20° (obs. 18) qu'à 24° (obs. 19), mais plus grande qu'à 28° (obs. 20) ; pour l'ablation des 10 derniers anneaux, la vitesse de régénération caudale est plus grande à 22° (obs. 2) qu'à 28° (obs. 3) ; il y a donc un *optimum* de vitesse de régénération placé, autant qu'on peut le déterminer par des observations encore trop peu nombreuses, entre 20° et 24° dont l'effet paraît être égal, soit par suite vers 22°.

Quant à l'influence de la *saison*, elle a été constatée depuis longtemps : NEWPORT (53) remarque que c'est surtout après l'été qu'on trouve dans le sol des vers avec des queues régénérées ; chez *All. terrestris*, HESCHELER trouve en été et à la fin de l'automne les 2/3 environ des individus avec des traces de régénération caudale, tandis qu'au printemps sur 200 individus observés, il n'en remarque pas un seul à cet état. L'influence de la température doit être le facteur dominant, mais il n'est peut-être pas le seul : tout récemment HESCHELER (97) a indiqué qu'à l'étuve à 25° *All. foetida* régénérerait aussi vite l'hiver que l'été, mais qu'il n'en était pas ainsi dans les autres espèces ; la reproduction par exemple me paraît pouvoir modifier le pouvoir régénérateur, d'après la remarque que j'ai faite sur un lot de *Nephtys* femelles, qui mises de côté pour les œufs dont elles étaient chargées, ont fourni beaucoup moins de bourgeons que les autres ; de plus, comme l'indique HESCHELER (96) les vers enfouis plus profondément pendant l'hiver sont moins exposés aux mutilations. C'est pour tenir compte de cette influence possible de la saison en tant qu'époque, que, dans le résumé de mes expériences, j'ai noté, avec la température, le mois où avait été fait le sectionnement.

COMPLÉMENT

Depuis la publication de mes notes (97) sur les « Conditions et Effets de la Régénération », dont la I^{re} partie de ce mémoire est le développement, ont paru quelques travaux dont il n'a pu être question dans les pages précédentes déjà imprimées.

KORSCHOLT, après quelques indications très vagues données à l'occasion d'une autre note (95), et dont il a été question précédemment, développe (97) les résultats de ses recherches sur la Régénération des Lombrics. Cet auteur confirme en somme le résultat des observations de MORGAN (95), HESCHELER (96) et des miennes ; cependant il accentue davantage le pouvoir régénérateur des Lombrics, en montrant que la régénération, exceptionnelle à un niveau quelconque et pour un fragment quelconque, est cependant moins rare qu'on ne le pensait, fournissant, surtout pour des fragments moyens, d'assez nombreux cas à ajouter au tableau (p. 27), dont l'intérêt se trouve ainsi diminué ; dans cette divergence partielle l'accord des résultats de MORGAN, HESCHELER et de moi-même garde son importance, mais d'autre part des faits négatifs ne peuvent prévaloir contre des faits positifs : cette divergence cependant est plus apparente que réelle, car elle provient de ce que KORSCHOLT, au lieu de se borner presque uniquement à la recherche méthodique de l'effet d'une section à un niveau variable, procédait surtout par fragmentation multiple, et le résultat principal, important autant qu'imprévu, de son travail est que les *fragments* régénèrent *mieux* dans les cas difficiles que les extrémités et d'autant mieux qu'ils sont plus *courts*. A part cela, KORSCHOLT confirme la survivance prolongée des parties de ver, et par contre le peu de résistance des parties antérieures trop courtes (seulement 3 cas de régénération caudale sur des têtes d'une dizaine de segments), et la rareté des régénérations céphaliques, soit après ablation à partir du 15^e anneau, rareté cependant moins grande qu'on ne l'admettait, soit à l'aide de fragments terminaux malgré leur résistance (seulement 2 cas de bourgeon). Au contraire cet auteur a obtenu un grand nombre de régénérations à l'aide de fragments en section à chaque extrémité : il n'indique pas le nombre total de fragments expérimentés, dont un assez grand nombre mouraient, mais sur les survivants il obtenait une moyenne élevée ($\frac{1}{4}$ à $\frac{1}{2}$) de régénérations, parmi lesquelles

($\frac{1}{4}$ à $\frac{1}{3}$ de ces dernières dans certaines espèces) des régénérations à la fois céphaliques et caudales ; quelques-uns même de ces fragments, bien que n'ayant que quelques segments, vivaient et même régénéraient de longs bourgeons ; cependant les fragments génitaux et clitelliens, surtout les premiers, présentaient très peu de résistance (seulement 1 cas de régénération de chaque). D'après ces expériences, il faut atténuer le caractère exceptionnel des longs bourgeons céphaliques, dont des exemples sont rapportés en assez grand nombre, et dont certains ont atteint près de 70 segments : KORSCHOLT ne doute pas qu'avec le temps ne soit obtenue la réintégration complète du ver (sauf réserve pour les organes génitaux). KORSCHOLT retrouve également un plus grand pouvoir régénérateur chez *All. foetida*, et une vitesse très variable entre les individus et même les fragments du même ver.

MORGAN (97) publie de nouvelles recherches sur la Régénération chez *Allolobophora foetida*, dont les conclusions confirment et précisent ses résultats antérieurs, tout en étendant davantage la possibilité des cas exceptionnels. Des fragments de partie antérieure de moins de 13 segments, régénèrent rarement la queue, mais peuvent régénérer la tête. Les extrémités antérieures de moins de 30 segments régénèrent parfois la partie postérieure, mais seulement à la longue ; plus les fragments sont petits, plus longue est la durée, plus rares les régénérations complètes. De très courtes parties postérieures ne forment aucune partie nouvelle ; de plus longues régénèrent quelquefois, mais seulement longtemps après. De courts fragments moyens régénèrent parfois en avant et en arrière. Un fragment moyen régénère en arrière avec la même étendue et dans le même temps que s'il était resté adhérent à la partie antérieure. Sur une queue bifurquée obtenue par soudure, c'est d'une partie semblable que le sectionnement d'une extrémité provoque la régénération.

Les très intéressantes recherches de JOEST (97) sur les transplantations chez les Lombrics ne font que confiner au sujet actuel. Je signalerai cependant un chapitre sur les formes bifurquées, et la réalisation à l'aide de soudures de formes analogues, même, à la suite de régénérations sur les surfaces de section et d'accolement, de vers présentant en un point le long de leur corps hétérogène une ou deux têtes supplémentaires ; mais ce sont là combinaisons curieuses de transplantation et de régénération, plutôt que résultats capables de déterminer l'origine des formes bifurquées.

DÉVELOPPEMENT DU BOURGEON DE RÉGÉNÉRATION CAUDALE

HISTORIQUE

L'étude microscopique du bourgeon de régénération, malgré son intérêt, sans doute à cause de ses difficultés, a tenté peu d'observateurs ; et même parmi ceux qui l'ont entreprise, la plupart n'ont touché que des points spéciaux, ordinairement même d'une façon assez superficielle. Dans cet historique je ne m'occuperai généralement que des conclusions des auteurs relatives à la régénération *caudale*, qui seule fait l'objet de cette partie de mon mémoire. Par contre, en passant en revue les recherches d'histogénie, j'associerai la régénération et la schizogonie, deux modes dont les processus paraissent liés par des rapports si intimes.

SEMPER (77) : [accroissement normal caudal et stolonisation chez *Naïs* et *Chaetogaster*]. — Tout le mésoderme provient vraisemblablement de l'ectoderme. Au côté neural se forme par prolifération ectodermique une plaque axile ; celle-ci se décompose en deux plaques mésodermiques séparées par une traînée cellulaire, homologue de la corde des Vertébrés, persistante dans toute la partie embryonnaire « chordazellen ». La partie centrale du système nerveux provient d'un épaississement intersegmentaire de l'ectoderme, et les ganglions latéraux dérivent chacun de la partie de la plaque mésodermique correspondante la plus voisine de la ligne médiane, pour ne se mettre qu'ultérieurement, après leur segmentation, en rapport avec la partie centrale du névraxe ; cependant SEMPER exprime lui-même des doutes sur ce résultat imprévu ; dans la stolonisation l'axe nerveux participerait lui-même à la prolifération. Les fibres musculaires débutent par deux lignes médianes neurale et cardiale, comme chez les Vertébrés. Il considère d'ailleurs comme un principe morphologique que dans des groupes homologues aucune partie ne peut naître d'une façon typiquement différente.

V. KENNEL (82): [stolonisation chez *Ctenodrilus pardalis*]. — Le névraxe n'a de rapport qu'avec l'ectoderme; le mésoderme nouveau dérive de l'ancien.

BÜLOW (83): [régénération caudale chez *Lumbriculus*]. — Le mésoderme provient de la prolifération au point de passage de l'ectoderme et de l'entoderme, et ses cellules se disposent en deux bandes germinales primitives. La chaîne ventrale est d'origine uniquement ectodermique. Toutes les formations musculaires sont mésodermiques; les fibres longitudinales forment des plaques neurale, latéro-ventrale, latéro-dorsale, cardiale. Entre ces plaques, des pénétrations ectodermiques donnent lieu aux sacs sétigères ventraux, à la ligne latérale, aux sacs sétigères dorsaux. Les organes segmentaires, les cellules hépatiques, les vaisseaux nés des lacunes, sont mésodermiques. Sont aussi mésodermiques les éléments à grands noyaux très colorables, qu'il considère comme les représentants des « chordazellen » de SEMPER, et dont il n'indique pas le rôle; de même les fibres de LEYDIG, qui peut-être proviennent des éléments précédents, et qui par leur origine mésodermique ne peuvent être ni des fibres nerveuses, ni malgré leur rôle de soutien des homologues de la corde des Vertébrés d'origine entodermique. Le mécanisme de la métamérisation n'est pas étudié. L'auteur remarque que les principales différences de ses résultats avec ceux de SEMPER sont la formation ectentodermique (au lieu de ectodermique) du mésoderme, et l'origine ectodermique (et non mésodermique) des ganglions spinaux. Il conclut que les feuilletts germinatifs du bourgeon de régénération caudale et de l'embryon sont homodynames, c'est-à-dire engendrent les mêmes organes et de la même manière.

EMERY (86): [régénération caudale chez quelques Polychètes, surtout *Nephtys scolopendroïdes*]. — Sur les premières ébauches du bourgeon, l'auteur ne se prononce pas absolument, mais croit plutôt à l'origine des couches indépendamment les unes des autres, à l'aide des couches de même nom des parties anciennes, les considérant comme équivalentes de celles de l'embryon, c'est-à-dire produisant les mêmes organes et les mêmes tissus. Le système nerveux naît et reste ectodermique; «les fibres géantes», apparaissant comme des espaces d'abord irréguliers et écartés par un transsudat, sont plutôt des sortes de canaux lymphatiques. Les soies sont ectodermiques, et chacune, même pour les acicules, provient d'une

cellule. Les faisceaux musculaires longitudinaux sont d'abord séparés en segments métamériques, mais plus tard par l'allongement des fibres les faisceaux deviennent continus ; les muscles aciculaires proviennent de muscles circulaires déviés par allongement des soies. Les coelomes métamériques se fusionnent sur la ligne médiane et la cavité générale n'est plus segmentée que latéralement. Les lacunes du tissu périentérique et intersegmentaire, se régularisant, produisent les vaisseaux longitudinaux et les arcs transversaux ; ils acquièrent ensuite des membranes minces formées probablement par les cellules voisines ; les réactions différentes aux colorants du sang et du liquide cavitairé ne semblent pas indiquer une nature identique pour les lacunes et les cavités coelomiques.

PRUVOT (90) : [régénération céphalique et caudale, et stolonisation chez *Syllis prolifera*]. — Les bords de la section se rapprochent et se soudent. Les deux feuillets s'accroissent par leur propre prolifération. Plus tard le mésoderme, provenant de la division active des cellules péritonéales voisines de la section, s'introduit entre les deux feuillets. Les cirres caudaux sont d'origine exclusivement ectodermique.

Harriett RANDOLPH (92) : [régénération caudale surtout chez *Lumbriculus*]. — L'ectoderme et l'entoderme résultent probablement de la simple prolifération des couches anciennes correspondantes. Ces couches se soudant, l'extrémité devient fermée, mais une ouverture se reconstitue ensuite par une invagination proctodœale allant rejoindre l'intestin. Le mésoderme a une origine péritonéale : la plus grande partie provient de grandes cellules à grand noyau très colorable apparaissant du côté ventral contre le système nerveux, et qui ne seraient autres que les « chordazellen » de SEMPER ; mais pour l'auteur ces cellules ne naîtraient pas de l'ectoderme et ne feraient que se multiplier à l'aide de cellules préexistantes « neoblasts », disposées chez l'adulte en traînée sur le péritoine de part et d'autre de la corde nerveuse, et probablement destinées à la régénération comme les œufs, de même origine, sont destinés à la reproduction ; une autre partie, notamment le mésoderme dorsal, provient de petites cellules naissant de la division des cellules du péritoine au bord ancien ; chez *Naïs* et *Chaetogaster* les zones de bourgeonnement, remplaçant ces néoblastes, proviendraient de même de la multiplication des cellules péritonéales. — L'ectoderme s'épaissit à la face ventrale ; les noyaux

profonds se disposent, de chaque côté de la ligne médiane, en cinq groupes, ébauches de la chaîne nerveuse avec formation ultérieure des fibres musculaires, des néphridies, des sacs sétigères ventraux, des organes de la ligne latérale, des sacs sétigères dorsaux. Sur tout le pourtour du bourgeon, des petites cellules provenant du péritoine : les unes appliquées contre l'ectoderme, devenant fibrillaires, forment tous les muscles circulaires ; d'autres les muscles longitudinaux dorsaux ; enfin les autres produisent un tissu lâche ; c'est de ce tissu que provient par creusement le vaisseau dorsal, d'ailleurs d'abord double. Le mésoderme ventral, dérivé des néoblastes, est d'abord un massif compact, qui se divise en deux de chaque côté : la masse interne se creuse, et par fusionnement donne la partie ventrale du coelome, dont la paroi profonde développe le vaisseau ventral ; la masse latérale forme la partie latérale du coelome et par sa paroi superficielle les muscles longitudinaux ventraux.

V. WAGNER (93) : [début de la régénération d'après des observations faites par lui-même pour la régénération céphalique et par L. SCHMIDT pour la régénération caudale, chez *Lumbriculus*]. — L'auteur conclut qu'il n'y a pas d'invagination ectodermique, mais que l'intestin va rejoindre la peau et s'y ouvrir, en sorte que la partie terminale (comme aussi la partie antérieure) de l'intestin est elle-même d'origine entodermique.

MALAQUIN (93) : [régénération chez *Eusyllis monilicornis*, *Syllis hyalina* ; stolonisation chez *Myrianide*, *Autolytus Edwardsi*]. — L'auteur n'indique pas l'origine du mésoderme ; il fait dériver de la nouvelle somatopleure tous les muscles, et, par des amas spéciaux, les néphridies et les organes génitaux. Dans la stolonisation, il indique la formation hâtive dans l'ectoderme des acicules et des soies, à la base desquels se trouve une cellule productrice.

MAKAROW (95) : [formation caudale de nouveaux segments chez *Tubifex Bonneti*]. — Le mésoderme primaire se constitue à l'aide de cellules dérivées de deux évaginations creuses entodermiques au pourtour de l'anus. Le mésoderme secondaire provient de deux épaisissements latéro-ventraux ectodermiques s'enfonçant sous forme de grandes cellules ; en se creusant il forme les cavités du corps. D'un épaisissement médian ectodermique, passant ensuite en profondeur, se développe l'ébauche nerveuse. Un sinus disposé autour du tube digestif se sépare en vaisseau ventral, vaisseau

dorsal et capillaires intestinaux ; les parois des vaisseaux sont fournies par le mésoderme primaire, tandis que l'endothélium des coelomes, avec les cellules chloragogènes qui en dérivent, provient du mésoderme secondaire.

FRIEDLÄNDER (95) : à propos de la régénération intercalaire des parties du système nerveux central du *Lombric*, l'auteur donne quelques indications sur l'origine des tissus de cicatrisation. Il pense, sans pouvoir l'affirmer, que la régénération provient de leucocytes qui, peu après la section, couvraient la plaie : ils se grouperaient en un tissu compact à nombreux noyaux, qui reproduirait la chaîne nerveuse et, par des cellules périphériques fusiformes, les fibres musculaires. Quant à l'épithélium superficiel délicat, qu'il n'a pu d'ailleurs que rarement découvrir à la surface de la plaie, il résulterait, sans qu'il ait pu s'en convaincre, d'éléments amiboïdes émigrés des bords épaissis de l'ancien épiderme.

RIEVEL (96) : [début de la régénération céphalique et caudale chez *Ophryotrocha puerilis*, *Naïs proboscidea*, *Allolobophora foetida*, *All. terrestris*, *Lumbricus rubellus*.] — La paroi du corps se replie en dedans. Un « granulationsgewebe » provenant de migration des cellules de l'ancien mésenchyme ferme la plaie et est bientôt recouvert par l'épiderme. De son côté l'intestin qui d'abord s'était fermé se rapproche de l'épiderme, qui reste passif, et lui envoie plusieurs prolongements ; l'orifice se produit enfin par rupture, mais sans invagination ectodermique. Le « tissu granuleux » se différencie notamment en grandes cellules avec noyau clair et nucléole très colorable, et (d'après *Naïs*) en cellules fusiformes disséminées formant réseau par leurs prolongements, et parfois immédiatement sous l'épiderme en ébauches musculaires.

Dans deux notes préliminaires (96), j'avais indiqué les résultats principaux de mes recherches sur le développement du bourgeon caudal, relatives surtout à *Allolobophora foetida* et *Nephthys*, et aussi à *Lumbriculus*, *Cirratulus*. La seconde partie du présent mémoire n'est pas seulement le développement de cette note, car, depuis, mon étude a été étendue et par là aussi complétée sur certains points par de nouvelles recherches sur *All. foetida*, *Cirratulus*, *Nephthys* et sur de nouvelles Polychètes, notamment *Aricia Mülleri*, *Phyllodoce maculata*, *Eulalia viridis*, *Typosyllis hyalina*, *Nereis pelagica*.

HEPKE (96, 97). Presque immédiatement après ma communication préliminaire, paraissait une note de cet auteur, suivie bientôt du mémoire lui-même, sur la régénération céphalique et caudale chez les *Naïdiens*. — La paroi du corps et l'intestin se ferment par le rapprochement et la soudure de leurs bords respectifs. L'ectoderme provient de l'épiderme épaissi, et constitue l'origine de presque toutes les ébauches. La nouvelle calotte ectodermique en prolifération vient se souder avec l'extrémité aveugle de l'ancien intestin qui lui-même avait légèrement proliféré ; plus tard le cordon ainsi formé se creuse d'une cavité qui vient confluer avec une invagination ectodermique, d'où résultent l'anūs et l'intestin terminal (comme la bouche et l'intestin antérieur). Le système nerveux est d'origine exclusivement ectodermique, l'ancienne chaîne nerveuse ne proliférant pas, et à son extrémité elle conserve ses relations avec l'épiderme ; des fibrilles nerveuses apparaissent dans la partie dorsale de la chaîne. Les muscles circulaires proviennent de l'ectoderme. Les soies dérivent de l'ectoderme par des ébauches qui s'enfoncent dans celles des sacs sétigères. Le mésoderme naît de cellules émigrées de l'ectoderme dans la cavité du corps ; le plus grand nombre de ces éléments se disposent de chaque côté et contre l'ébauche nerveuse en une lame, qui bientôt et plus hâtivement que pour l'ébauche nerveuse se divise en métamères de moins en moins avancés en arrière ; de ceux-ci dérivent les bandes musculaires longitudinales, les sacs sétigères, les néphridies, les lignes latérales, les dissépiments, les cellules hépatiques et les vaisseaux par la formation de groupes cellulaires séparés dans chaque lame, comme pour le développement proprement dit. Aucun rôle formateur n'est dévolu à la série des « chordazellen ».

v. WAGNER (97), revenant sur ses conclusions antérieures relatives au *Lumbriculus*, tout en continuant cependant à maintenir que l'épithélium intestinal s'approche de l'épiderme et qu'il se produit une rupture au contact, considère maintenant (d'après la régénération céphalique) que cet orifice n'est que provisoire, qu'il y a plus tard une nouvelle soudure de l'ectoderme et de l'entoderme et qu'il se produit une invagination ectodermique, au fond de laquelle se creuse l'orifice définitif ; ce qui contrairement à ses précédentes conclusions, rend le processus de régénération semblable au processus embryonnaire.

v. BOCK (97) : [stolonisation chez *Chætogaster diaphanus*]. —

La participation d'une invagination ectodermique (réalisée, quoique courte, pour la bouche) n'a jamais lieu pour l'anus, qui se forme par accollement des deux parois, la ligne de séparation des deux épithéliums à structure épidermique ou intestinale se trouvant toujours à la marge de cet orifice. A part l'accroissement de l'épithélium intestinal par sa propre multiplication, la prolifération de l'ectoderme dans les intervalles musculaires, et aussi la prolifération de l'ancienne moelle nerveuse, donnent la masse d'où dérivent les autres ébauches : système nerveux, parois musculaires somatique et intestinale, cloisons, péritoine, néphridies, sacs sétigères auxquels l'auteur attribue une origine ectodermique, mais sans distinguer le bulbe du sac, et dont chaque soie aurait une provenance pluricellulaire.

HESCHELER (98) : [régénération céphalique, surtout de *Allolobophora terrestris* et aussi de *All. caliginosa* et de *Lumbricus herculeus*]. — Un tissu cicatriciel est formé, d'abord de cellules lymphatiques, s'infiltrant partout, mais qu'il ne considère pas comme ayant un rôle formateur, puis de cellules fusiformes, probablement mésenchymateuses, dont il n'a pu découvrir l'origine. Bientôt un nouvel ectoderme vient recouvrir le tissu cicatriciel, et à la face profonde de celui-ci l'intestin rétracté rapproche ses bords et se ferme. Des cellules épidermiques émigrent dans le tissu cicatriciel ; à ce premier stade, pas encore de mitoses. Puis l'apparition de mitoses de plus en plus nombreuses indique une prolifération non seulement dans l'épiderme, mais aussi plus ou moins dans tous les tissus anciens, notamment dans le névraxe, même en des points très éloignés de la section ; plus tard, la prolifération paraît se limiter de nouveau à l'épiderme. Au moment de cette prolifération généralisée, apparaissent de grandes cellules à nucléole très colorable « Regenerationszellen », émigrant de l'épiderme et probablement aussi de l'intestin, du névraxe, des muscles. La bouche se constitue par un stomodœum. Des fibres nerveuses, à partir de l'ancien névraxe, s'allongent de plus en plus dans le bourgeon ; ces faisceaux sont ensuite recouverts par un tissu nerveux, issu non de lames cellulaires, mais de cellules successivement émigrées, notamment des éléments à protoplasme granuleux et très colorable qui paraissent provenir de l'épiderme, et peut-être aussi des « cellules de régénération » elles-mêmes. Dans les couches musculaires en formation on reconnaît surtout les éléments

fusiformes du tissu cicatriciel. L'auteur trouve un accord remarquable entre les développements régénératif et embryonnaire, mais sur des points qui se trouvent tout à fait en dehors de notre sujet et du résumé précédent, à savoir, outre la formation d'une invagination ectodermique buccale, le point terminal d'apparition du cerveau, et l'époque plus tardive de formation du prostomium.

En partie avant (97) et en partie pendant (98) la publication du travail précédent, dans une série de notes préliminaires, je développais et j'étendais à de nouveaux types et à de nouveaux points les résultats consignés dans mes premières notes (96).

Dans cette revue des recherches sur le problème, d'ailleurs très difficile du développement régénératif, on ne trouve pas, du moins sur le sujet lui-même, un seul travail d'ensemble important. Certains auteurs n'ont publié que des notes ou des mémoires qui, pour être plus volumineux n'en sont pas plus fournis, et parmi leurs conclusions, il en est de vagues, peu appuyées, paraissant plutôt dictées par des probabilités à priori; d'autres n'ont étudié qu'un seul type, parfois à l'aide d'une seule série de coupes, ou n'ont abordé que quelques points. D'après les préparations la technique se révèle en général comme insuffisante. Dans tous les cas les dessins sont médiocres, en bien des points assez peu démonstratifs, ni d'exécution assez poussée pour être une représentation fidèle, ni assez nets dans leur simplification pour pouvoir remplir l'office de bons schémas.

TECHNIQUE.

Aux divergences considérables des résultats fournis soit par les auteurs qui se sont occupés de l'Embryogénie des Annélides, soit par les quelques observateurs qui ont abordé l'étude histologique de la Régénération chez ces mêmes animaux, on peut juger de la difficulté du sujet, et de la nécessité d'une technique soignée.

Bourgeon. — L'étude du développement régénératif présente sur l'embryogénie les avantages de l'obtention des matériaux à la volonté de l'observateur et d'un maniment plus facile grâce au

support formé par le corps ancien ; par contre, l'observation directe permettant de suivre l'enchaînement des transformations est beaucoup plus restreinte, l'état initial est beaucoup plus complexe, et l'évolution naturellement plus condensée.

La *taille* des bourgeons à étudier est très petite : car, comme pour les autres développements, non seulement l'intérêt se concentre dans les premiers stades, mais même, sur des bourgeons qu'on commence seulement à distinguer à la vue simple, la formation des organes est presque achevée et l'évolution n'est plus qu'une question d'accroissement. Mais le degré de développement étant assez variable au même âge, ainsi qu'il a été exposé précédemment (p. 52), mais aussi pour la même taille des bourgeons, je n'ai pas employé ce mode d'indication risquée.

La réalisation de *stades* successifs de développement, le long d'un même bourgeon du sommet à la base, est une condition commode pour l'étude de son évolution. Mais il ne faudrait pas, comme l'ont fait certains auteurs, se borner à cette seule comparaison ; en effet, il a été démontré précédemment (p. 31) que l'augmentation des segments sur le bourgeon est limité, et il est possible même que très rapidement soit fixé intérieurement le nombre de métamères, dont l'apparition successive extérieure est plus lente : alors, au sommet du bourgeon, on n'observe pas nécessairement les stades les plus jeunes, mais seulement les plus en retard.

Types. — Les *types*, mis à profit pour cette étude de morphogénie et d'histogénie, sont les suivants par ordre décroissant d'utilisation : *Allolobophora foetida*, dont je pouvais me procurer des bourgeons à volonté ; tandis que pour les Polychètes les difficultés de récolte et d'élevage ont souvent trop limité pour certains points les objets d'observation : *Nephtys*, *Aricia Mülleri* (1). *Phyllodoce maculata*, *Cirratulus*, *Nerine cirratulus*, *Typosyllis hyalina*, *Nereis pelagica*, *Eulalia viridis*, *Capitella*.

Traitement. — Rejetant dans un Appendice de plus grands détails sur cette partie de la Technique, j'indiquerai ici sommairement les phases principales du traitement auquel les pièces ont été soumises : fixation par l'acide *nitrique* au 1/30 ou plus en

(1) Voir la note, p. 11.

solution alcoolique au 1/3, ou l'acide *chromo-nitrique* alcoolique (liq. de Perenyi); coloration en masse par le *carmin boraté* alcoolique; décoloration élective par une solution alcoolique à 70° d'acide *chlorhydrique* à 1 %; inclusion dans la *paraffine*; collage des coupes en série sur la lamelle par la *dessiccation*; coloration sur coupes par une solution aqueuse d'*hématoxyline*, avec virage par le *bichromate de potasse*; conservation à la résine d'*Ammar*.

Coupes. — Les pièces ont été débitées surtout en *coupes* longitudinales, plus instructives par les comparaisons qu'elles fournissent entre les parties de degrés divers de développement, et principalement sagittales, plus favorables et plus complètes, mais aussi frontales pour l'étude des organes latéraux. J'ai pratiqué peu de coupes transversales, ou même à mon grand regret pas du tout pour les bourgeons que j'avais en nombre restreint; ces coupes ne donnent pas de vue d'ensemble des systèmes d'organes, et au sommet du bourgeon, là où elles présenteraient le plus d'intérêt, elles se trouvent obliques à la paroi; mais surtout l'emploi exclusif de séries de coupes transversales est blâmable, et cette manière de procéder appliquée par certains auteurs, notamment BÜLOW (83), a eu, à mon avis, une influence néfaste sur leurs conclusions.

Les coupes en série ont été faites au 1/150 $\frac{m}{m}$ à l'aide du microtome à bascule.

Optique. — L'examen microscopique des préparations a été fait à l'aide des objectifs apôchromatiques de Zeiss 8 $\frac{m}{m}$, et 2 $\frac{m}{m}$ (immersion homogène) avec les oculaires compensateurs, respectivement 8 et 4.

Les dessins histologiques ont été exécutés à la même échelle, à l'aide de l'objectif à immersion 2 $\frac{m}{m}$ avec oculaire 4, sauf deux avec même objectif, mais oculaire 2, et en employant la chambre claire, avec inclinaison latérale du microscope, déterminée par des essais préalables pour éviter les déformations; ainsi, non seulement le dessin est plus exact, mais on peut repérer pour l'exécution des grands dessins par plusieurs champs optiques (8 pour certains de mes dessins). L'emploi d'une chambre claire à petit prisme oculaire est particulièrement commode, parce qu'il suffit d'un léger déplacement de l'œil, soit pour ne conserver que l'image de la préparation

et mieux l'examiner, soit pour régler à chaque instant l'intensité relative la plus favorable des deux images : j'ai pu ainsi exécuter un certain nombre de ces dessins directement à la plume, procédé peut-être plus imparfait pour l'exécution matérielle, mais plus fidèle et bien plus rapide.

RESULTATS.

Cicatrisation.

Reformation de l'anus. — La régénération débute par une cicatrisation qui aboutit à la reformation de l'anus. Elle peut se réduire à cette première phase ; mais il est inexact et même singulier de dire avec RIEVEL (96), même pour la Régénération caudale, « qu'en règle » il en est ainsi, que c'est là le fait essentiel de la Régénération, dont le bourgeonnement ne serait qu'un épiphénomène exceptionnel (voir I^{re} partie).

La plaie commence par se resserrer. Que la section ait lieu par autotomie et alors en arrière des dissépiments, ou à un niveau quelconque, par la rétraction des muscles longitudinaux, la paroi du corps se recourbe en dedans, la paroi intestinale est tirée et retournée en dehors et elles viennent s'accoler l'une à l'autre ; au milieu de la plaie l'intestin déborde, en un amas jaunâtre d'un tissu délicat : c'est probablement ce bouchon que les auteurs ont pris pour un tissu de fermeture, décrit d'ailleurs en général assez vaguement. — Cependant FRIEDLÄNDER (95), puis HESCHELER (98) avec plus de précision, signalent une grande abondance de cellules lymphatiques, le premier dans le cas de plaies latérales, le second à la suite d'amputation céphalique ; mais, pour le sectionnement caudal, je n'ai pas vu de trace de ces amibocytes. Il est possible cependant que les conditions soient assez différentes pour donner des résultats opposés : dans un sectionnement caudal, le segment sectionné se vide largement, et, surtout lorsque l'amputation est immédiatement suivie du traitement par le fixateur, les autres segments rejettent par leurs pores dorsaux la plus grande

partie de leur contenu ; au contraire, dans une plaie latérale étroite, les éléments peuvent adhérer à l'orifice, et pour la tête l'état plus incomplet des cloisons de cette région peut permettre l'afflux plus prolongé du liquide cavitairé. Il n'en est pas moins vrai que l'absence des amibocytes dans le cas de mes observations démontre que tout au moins ils ne sont pas indispensables à la cicatrisation, quoique dans d'autres cas ils puissent être mécaniquement très utiles. — Peu à peu les bords du bouchon se régularisent par la désagrégation des lambeaux ; grâce à la contraction des muscles circulaires, la surface de la plaie se réduit jusqu'à ne plus paraître qu'au centre de l'extrémité plus ou moins ombiliquée, où l'orifice est obstrué (fig. 3).



FIG. 3. — Cicatrice de Néphthys : par la constriction des parois du corps, la plaie est réduite à une boutonnière jaunâtre formée par l'intestin resserré et entouré d'un liseré rouge vasculaire. — $\times 20$.

La question de la fermeture préalable et de la reconstitution de l'orifice est très discutée. Pour la plupart des auteurs, RANDOLPH (92) chez *Lumbricus* et *Lumbriculus*, v. WAGNER (93) (rapportant les observations de L. SCHMIDT pour ce qui a trait à la régénération caudale) chez *Lumbriculus*, RIEVEL (96) chez *Allolobophora foetida*, All. *terrestris*, *Lumbricus rubellus*, *Naïs proboscidea*, *Ophryotrocha puerilis*, HEPKE (96, 97) chez des *Naïdiens*, à la plaie succéderait une cicatrice complète, dans laquelle s'ouvrirait ultérieurement un anus : ainsi l'ouverture due à la section, à la suite du recouvrement de la plaie par l'extension d'un nouvel épiderme, se fermerait par rapprochement des bords respectivement dans la paroi du corps et dans la paroi intestinale, parois aveugles et comprenant entre elles le tissu cicatriciel et bientôt (HEPKE) un cordon produit par prolifération ectodermique et qui commence déjà à se creuser ; puis, par le rapprochement des deux parois (voir plus loin pour la question de l'invagination), et par rupture au point de contact, l'anús serait rétabli. Dans mes notes antérieures (96, 97) j'ai formulé une conclusion différente : l'orifice intestinal, dû à la section du tube digestif, reste organiquement ouvert et forme l'anús, autrement dit la cicatrisation s'établit simplement par la rencontre et la soudure des deux parois somatique et splanchnique. C'est ce que PRUVOT (90) avait déjà indiqué en

passant chez *Syllis*, et ce que v. BOCK (97) a retrouvé dans la stolonisation de *Chaetogaster diaphanus*, bien qu'au contraire il reconnaisse à la bouche une origine indirecte par invagination; cette opposition entre la formation de la bouche et de l'anús peut d'ailleurs être générale, et l'indication d'un processus semblable à celui décrit précédemment, fournie en même temps pour la bouche par v. WAGNER (93, 97), RIEVEL (96), HEPKE (96, 97), et aussi par HESCHELER (98) qui n'a étudié que la régénération céphalique, ne prouve rien pour l'anús, de l'avis même de ce dernier auteur. — Plusieurs coupes médianes d'extrémités postérieures d'Annélides, au début du travail de régénération, m'ont montré les parois du corps et du tube digestif encore simplement accolées, notamment sur une coupe d'*Allolobophora foetida* (Pl. I 2): l'épiderme et l'épithélium intestinal se distinguent bien l'un de l'autre à leur ligne d'accollement, notamment par le revêtement ciliaire intestinal, mais de plus sur cette coupe spéciale par le raccordement inégal des deux bords cependant déjà soudés et à un stade où la prolifération interne est commencée. — Sur plusieurs coupes de *Nephtys* on peut aussi retrouver la limite entre l'épiderme, ancien ou nouveau, et l'épithélium intestinal, surtout grâce aux cils de ce dernier, et l'intestin apparaît comme une formation ancienne brusquement interrompue par la section (Pl. VI 39). Il en est de même chez *Cirratulus* (Pl. VI 34). Chez *Chaetogaster diaphanus*, v. BOCK voit aussi à la marge de l'anús la ligne de séparation des deux structures épidermique et épithéliale. — Il est vrai que d'ordinaire le resserrement de l'intestin donne un aspect qui me paraît avoir induit en erreur les auteurs précédemment cités. Chez les animaux d'un certain diamètre (*Lombrics*, *Nephtys*, etc.), l'orifice est obstrué par des plis irréguliers au milieu desquels la lumière est difficile à suivre: sur chaque coupe le contour se traduit par des sortes de ramifications fermées à une extrémité, qui sans doute ont fait croire à des invaginations ramifiées proctodœales (RANDOLPH) ou intestinales (RIEVEL); certaines de ces fentes sont effectivement en culs-de-sac, mais d'autres suivies sur les coupes successives mènent de l'extérieur à la cavité intestinale. Sur de plus petits animaux, l'aspect est encore plus trompeur; la lumière de l'intestin ainsi resserré est unique, mais ordinairement tellement petite, qu'il suffit de l'épaisseur d'une coupe au $1/150^m/m$ pour la franchir; ce ne sera souvent qu'une fente peu

marquée par suite du rapprochement des bords très mous de l'épithélium, mais on devra prêter attention à la disposition des noyaux, dont les lignes ordinairement transversales et parallèles, continues respectivement pour chacune des deux membranes épithéliales, se trouveront très passagèrement interrompues pour s'infléchir de part et d'autre ; certaines de mes préparations permettent de se rendre compte de cette difficulté d'observation, et des erreurs qu'elle peut entraîner : un examen superficiel de certaines coupes longitudinales de *Typosyllis* feraient croire à la fermeture du tube digestif à chaque niveau intersegmentaire, conclusion absurde, que rectifie une observation plus attentive ; or c'est le même aspect que présentent en coupes les extrémités postérieures au début de la régénération chez les petits animaux : de plus les bords plus ou moins déchiquetés des parois souvent chevauchent et s'entrelacent de manière à masquer plus encore l'ouverture ; mais en somme, malgré cet aspect, chez *Phyllodoce maculata*, *Typosyllis hyalina*, un examen suivi m'a toujours fait découvrir au moins sur une coupe de la série la discontinuité entre les parties de l'un et de l'autre côté, respectivement pour l'épiderme et pour l'épithélium intestinal ; il en a été de même pour *Lumbriculus*, et, d'après la description et la figure schématique que V. WAGNER (97) a données de la formation, il est vrai, de la bouche chez cet animal en régénération céphalique, il ne serait pas impossible que cet auteur ait été victime de l'illusion indiquée. Une autre cause d'erreur réside dans une légère déviation accidentelle du bourgeon, déplaçant l'anus hors du plan médian, en sorte que la coupe faite suivant ce plan montre continus et séparés l'un de l'autre l'épiderme et l'épithélium intestinal : j'ai rencontré des cas de ce genre chez *All. foetida*, qui réalisaient la disposition de certaines figures de RIEVEL ; mais en suivant la série des coupes, je finissais par trouver la communication que cet auteur suppose ne pas exister encore. — Enfin parfois, notamment chez une *Nereis pelagica* (obs. 74), j'ai pu constater, même dans les débuts de la régénération que l'anus n'avait pas interrompu son fonctionnement. — RIEVEL (96) et HESCHELER (98) avouent avoir rencontré des cas d'une ouverture intestinale persistante même à un stade avancé, mais ils croient à une simple rupture accidentelle de la cicatrice ; cette explication n'est pas admissible pour les faits que j'ai rapporté.

La question se pose aussi de l'existence d'une *invagination* proctodœale de la paroi du corps. Parmi les auteurs qui admettent

la reformation de l'anوس par la rencontre des deux parois aveugles, RANDOLPH (92) et HEPKE (97) décrivent une invagination épidermique allant se mettre en contact avec l'épithélium intestinal, que RIEVEL (96) ne reconnaît pas (même pour la bouche); v. WAGNER, modifiant (97) (pour la bouche) sa première manière de voir (93), tout en maintenant sa description antérieure pour le début du processus, regarde comme orifice définitif, non plus l'ouverture due à une rupture suivant la soudure, et qui serait provisoire, mais un nouvel orifice au fond d'une invagination proctodœale développée ultérieurement: double reformation successive d'orifice, qui paraît bien invraisemblable! Admettant la persistance en anus de l'ouverture intestinale due au sectionnement, je ne puis guère reconnaître d'invagination: il serait bien subtil en effet de donner ce nom à la cavité due à l'accroissement du bourrelet, première forme du bourgeon. Je crains bien, au moins pour la formation de l'anوس, que les auteurs, après avoir pris pour une fermeture organique une simple obstruction mécanique, n'aient été victimes de cette illusion.

Il peut se faire qu'après la section les bords des parois du corps et de l'intestin s'éloignent beaucoup. Dans plusieurs cas chez *Nephthys*, où la rétraction des parois du corps avait été très forte, la réunion des parois n'a eu lieu que grâce à un grand accroissement de l'ectoderme nouveau, continuant l'épiderme ancien, pour atteindre le bord de l'épithélium intestinal. Inversement il serait intéressant d'arriver à sectionner l'intestin de manière à ce qu'il fût notablement dépassé par les parois du corps. — La rencontre des deux parois et la formation d'une paroi intestinale ne paraissent pas indispensables au développement du bourgeon. Dans un bourgeon naturel déjà très développé de *Phyllodoce maculata*, d'après la série des coupes l'intestin était totalement absent; à l'extrémité l'épiderme présentait un enfoncement d'une certaine longueur, qu'on eût pu prendre pour un proctodœum dont le défaut de rencontre de l'intestin aurait provoqué la formation; mais, en réalité, l'aspect du fond indiquait plutôt, non pas une invagination aveugle, mais seulement une forte réflexion des bords amputés. De même, je rappellerai un cas d'*Allolobophora fatida* bifurqué, observé par ANDREWS, dans lequel la branche latérale était dépourvue de tube digestif.

Prolifération.

Division cellulaire. — La prolifération cellulaire est très active à en juger par la rapidité de développement du bourgeon ; chez *Lumbriculus* par exemple ce bourgeon est déjà très reconnaissable à la fin du premier jour. Et cependant, chose digne de remarque, les indices de division cellulaire sont relativement rares : on n'en distingue pas sur toutes les coupes. FRIEDLÄNDER (95) et HESCHELER (98) disent même qu'il n'y en a pas du tout dans les premiers stades ; cette assertion me paraît exagérée : il y a seulement très peu de chance d'en rencontrer lorsque la masse en prolifération est encore très exiguë ; en fait, par un examen attentif de coupes d'*Allolobophora* tout au début, j'ai reconnu quelques indices de division cellulaire. Les *mitoses*, lorsqu'elles existent sont d'ailleurs très reconnaissables : les cellules en division indirecte, même celles qui se trouvent entre les éléments allongés de l'épiderme, sont arrondies et assez volumineuses ; après le traitement indiqué pour la coloration (carmin, alcool chlorhydrique, hématoxyline, bichromate de potasse) ces cellules présentent une coloration très précise, plus encore que pour les éléments ordinaires, rouge pour les chromosomes, grise pour le protoplasme, qui contraste avec la teinte rouge conservée par le corps cellulaire des cellules très proliférantes, pendant leur période de repos. Quant à la division directe, je n'ai rencontré que des aspects où je pouvais craindre d'être victime de l'illusion de deux noyaux partiellement juxtaposés ; l'exemple le moins incertain est figuré dans une des coupes (Pl. III 13) : le contour du noyau m'a bien paru être unique et correspondre à un étranglement ; ailleurs dans certaines cellules épidermiques du bourgeon le noyau long pouvait être interprété comme formé de deux noyaux successifs encore accolés. En somme, je n'ai pu constater avec certitude l'existence d'amitoses, alors que les figures mitotiques sont très nettes, quoique relativement rares, probablement à cause de la rapidité de la division.

Non-participation des amibocytes. — Les amibocytes anciens paraissent rester tout à fait étrangers à la régénération. FRIEDLÄNDER (95) dans ses observations sur la cicatrisation de

blessures latérales émet, avec réserves il est vrai, l'opinion que c'est de l'amas des cellules lymphatiques, qu'il signale à la surface de la blessure, que dériverait un tissu compact à nombreux noyaux, destiné à se transformer notamment en épiderme, éléments nerveux et fibres musculaires. J'ai déjà (96, 97) nié cette participation des amibocytes au moins à la régénération caudale, et HESCHELER (98) qui reconnaît un grand nombre de ces éléments dans le tissu cicatriciel après amputation céphalique, ne croit pas qu'ils prennent part à la formation des ébauches. Dans le cas de sectionnement transversal total, je n'ai pas vu de trace de ces amibocytes, les amas peu cohérents, qui peuvent se trouver sur la plaie, étant formés d'éléments d'une tout autre nature, notamment de débris de l'épithélium intestinal. De plus, s'il est difficile de reconnaître un amibocyte sur des tissus fixés, alors surtout que dans ces tissus certains éléments jeunes présentent des propriétés migratrices, je puis dire que, sur le bourgeon ébauché, pour tous les amas de semblables éléments migrants, leur disposition indiquait toujours qu'ils se dirigeaient non vers le bourgeon, mais de celui-ci vers le corps ancien ; par exemple, si cet amas atteignait un dissépiment il s'accumulait sur sa face postérieure, pour s'échapper par les issues et de là s'épanouir du côté antérieur.

Origine ectodermique. — Peu après l'ablation, et même avant la réunion des parois du corps et du tube digestif lorsqu'elles sont trop écartées, les parties de l'épiderme voisines de la section montrent des indices de prolifération : souvent cette couche est épaissie jusqu'à une certaine distance, ce qui n'est pas dû seulement à une légère rétraction, car elle devient en même temps multiple par le développement d'éléments profonds ; ou bien, si la forte rétraction des muscles longitudinaux a eu pour effet de dégager sur les bords de la paroi un lambeau libre d'épiderme, c'est sur lui que se montrent les effets de la prolifération superficielle et profonde. Bien que la rareté des mitoses malgré l'intensité de la prolifération ne permette pas de préciser absolument son siège, rien n'indique qu'elle ne se produise que par l'activité de cellules absolument marginales, et au contraire l'aspect décrit semble montrer qu'elle a lieu sur une certaine étendue d'épiderme ainsi rajeuni. L'origine épidermique de la prolifération s'est révélée d'une façon particulièrement frappante dans certains cas de section oblique ou de retroussement exagéré

de l'épiderme chez *Allolobophora* : une coupe longitudinale montre sur la paroi le siège d'une prolifération superficielle et profonde, situé entre deux portions d'anneaux anciens, et par suite manifestement épidermique. Dans le cas déjà cité, relatif à *Allolobophora*, (Pl. 12) avec raccordement inégal de l'épiderme et de l'épithélium intestinal, le foyer de prolifération confine à une région de la paroi nettement épidermique. Parfois aussi cette provenance est encore reconnaissable sur des bourgeons assez avancés : ainsi une coupe d'un bourgeon de *Cirratule* (Pl. VI 34) déjà saillant, avec lacunes mésenchymateuses et substance fibrillaire du névraxe ébauchée, montre la continuité du tissu profond avec l'ectoderme, de celui-ci avec l'épiderme ancien, alors que la limite se montre tranchée entre les tissus du bourgeon et l'ancien épithélium intestinal.

Par contre l'épithélium intestinal ne paraît pas être le siège d'une prolifération au moins prononcée; à sa limite, il reste assez longtemps distinct, y présentant l'aspect ancien; je n'y ai jamais non plus observé la moindre apparence de mitoses; quant aux éléments à apparence jeune qu'on peut trouver contre la face profonde de cet épithélium vers les bords (Pl. VI 39), leur présence d'ordinaire paraît pouvoir s'expliquer tout aussi bien par une migration d'éléments provenant du nouvel ectoderme en prolifération. De même pour *Naïs*, HEPKE (96, 97) ne parle que d'une prolifération très faible de cet épithélium pour se mettre en rapport avec le nouvel ectoderme. Je crois donc inexacte l'opinion, admise plutôt à priori par la plupart des auteurs, d'après laquelle le nouvel entoderme proviendrait de l'épithélium intestinal se prolongeant par sa propre prolifération. Je ne suis pas non plus strictement d'accord avec BÜLOW (83), donnant, d'après *Lumbriculus*, au mésoderme une origine ectentodermique, c'est-à-dire sur la ligne de contact des deux feuilletts : cette formation, se produisant nécessairement vers l'extrémité du bourgeon, ne peut être éloignée de cette zone commune, mais d'après mes observations la prolifération a lieu nettement sur la région ectodermique plus ou moins voisine, et c'est bien là aussi la conclusion d'HEPKE (96, 97), chez *Naïs*; BÜLOW tirait sa conclusion de ce que sur les coupes transversales (les seules qu'il ait employées), chacun des deux feuilletts paraissait délimité en tout autre point qu'à cette zone commune, par exemple, sur une section passant à travers l'anus encore dorsal, au bord commun des croissants ectodermique et entodermique; mais il a eu le tort de n'étudier les stades jeunes

que par l'état de l'extrémité d'un bourgeon déjà avancé, alors que le mésoderme une fois produit peut se développer de lui-même, et où par suite les limites épithéliales (qui d'ailleurs ne sont pas infranchissables) peuvent être déjà plus ou moins complètes. Enfin je ne retrouve pas toutes les conclusions de MAKAROW (95) chez *Tubifex* en ce qu'il fait dériver de l'entoderme une partie des tissus profonds (mésoderme primaire).

Je n'ai trouvé aucun indice de prolifération de la part des organes profonds : épithélium péritonéal, névraxe, etc. Au contraire, HESCHELER (98), dans la régénération céphalique de *Lombrics*, tout en admettant que la prolifération débute et plus tard se localise dans l'épiderme, croit, d'après l'apparition de mitoses, à la prolifération temporaire des tissus anciens, notamment de la moelle nerveuse. SEMPER (77), chez *Naïs*, seulement il est vrai pour la stolonisation, et v. BOCK (97), pour la stolonisation de *Chaetogaster diaphanus*, signalent comme foyer de prolifération, en outre de l'épiderme, l'ancienne chaîne nerveuse ; mais, comme moi, HEFKE (96, 97) dans la régénération de *Naïs* ne voit aucune trace de prolifération dans l'ancien névraxe. De même, à mon avis, le nouveau « mésoderme » ne provient pas de l'ancien, comme le pensaient v. KENNEL (82) pour la stolonisation de *Ctenodrilus pardalis*, EMERY (86), d'ailleurs avec réserve, pour des Polychètes, notamment *Nephthys*, PRUVOT (90) pour *Syllis* et RANDOLPH (92) pour *Lumbriculus* qui tous deux précisaient comme lieu d'origine de ce feuillet le bord de l'épithélium péritonéal, enfin RIEVEL (96) qui faisait provenir son « granulationsgewebe », origine des tissus profonds, de l'émigration de cellules de l'ancien mésenchyme.

En faisant l'ablation de l'extrémité d'un bourgeon très jeune et en constatant que la régénération reprenait de la même manière à la section, j'ai montré qu'elle n'était liée à aucun tissu spécial différencié.

En somme, mes conclusions sur l'origine de la prolifération primitive déjà formulées antérieurement (96, 97), en opposition avec celles de EMERY (86), PRUVOT (90), RANDOLPH (92), RIEVEL (96), soutenant une origine des feuillets, indépendante entre eux, à l'aide respectivement du feuillet ancien correspondant, partiellement en accord avec celles de BÜLOW (83) et MAKAROW (95), sauf la part au moins trop grande donnée à l'entoderme, avec celles de SEMPER (77) (stolonisation), v. BOCK (97) et HESCHELER (98),

excepté la participation du névraxe, sont en concordance avec celles de SEMPER (77) (accroissement terminal) et avec celles de HEPKE (96, 97), publiées en communication préliminaire très peu de temps après ma première note, accord d'après cela absolument indépendant, et d'ailleurs sur des types différents. Bref, sans vouloir nier absolument toute autre participation à la prolifération, mais au moins pour la plus grande partie, je puis affirmer l'origine *ectodermique* du bourgeon, et non seulement en ce sens que la première ébauche provient de l'*épiderme ancien*, mais même, ainsi qu'on le verra avec plus de précision par la suite, parce que c'est l'*ectoderme nouveau* qui continue à fournir de nouvelles ébauches.

Ebauches.

Paroi épithéliale. — De cette prolifération résulte en particulier une membrane épithéliale réunissant l'épiderme à l'épithélium intestinal (Pl. I, 4; Pl. VI, 39); réduite, lorsque les bords de ces deux parois sont dès le début venues au contact, cette membrane délicate est assez étendue lorsque la rétraction des parois du corps a été forte, et ce recouvrement donne alors à la plaie, large dans ce cas, un aspect plus lisse.

A part l'opinion de FRIEDLANDER (95) sur le transport amiboïde des éléments de l'ancien épiderme, opinion peu affirmative d'ailleurs et relative à la cicatrisation d'une plaie latérale, les auteurs, comme on l'a vu, s'accordent à reconnaître l'origine épithéliale directe du nouvel épithélium, mais supposent généralement que l'ectoderme et l'entoderme se développent, chacun de son côté, par la prolifération du feuillet ancien correspondant, sans parler de la part que certains d'entre eux attribuent à une invagination ectodermique proctodœale. — Comme il a été dit précédemment, la participation de l'épithélium intestinal à la formation de la nouvelle paroi digestive me paraît douteuse, ou tout au moins très faible; le nouvel épithélium, ectoderme vers l'extérieur, entoderme vers l'intérieur, dérive de l'épiderme ancien. Mais il ne résulte pas de là que cette paroi épithéliale, développée en revêtement du bourrelet annulaire, qui, de plus en plus saillant, constitue le bourgeon, doive être considérée comme exclusivement ectodermique; de même,

la cavité, résultant du développement de ce bourrelet, et non d'une véritable invagination, comme l'admettent RANDOLPH (90), HEPKE (96, 97), ne peut pas être caractérisée comme un proctodœum par la prétendue nature ectodermique de sa paroi: car, en réalité, quelle qu'en soit l'origine, cette nouvelle paroi est à son début *indifférente*, pour se différencier ensuite en *ectoderme* d'un côté, en *entoderme* de l'autre.

Les parois épithéliales prennent rapidement l'aspect de l'épiderme ou de l'épithélium intestinal. Notamment, les cellules ectodermiques, quoique souvent encore espacées sauf à leur base, sont appliquées contre une cuticule souvent bientôt d'une certaine épaisseur (Pl. I, II, III, IV; VI 39); peut-être d'ailleurs ne résulte-t-elle que de l'extension d'une portion de l'ancienne pendant la prolifération intercalaire, ce qui expliquerait que parfois au bord extrême de l'ectoderme elle se termine par un lambeau libre (Pl. VI 34). Quant à l'épithélium intestinal, il peut présenter déjà un revêtement ciliaire bien développé (Pl. V 30; VII 40, 44).

Masse profonde. — La prolifération, tout en produisant à la surface l'extension plus ou moins grande de l'épiderme par sa marge, engendre la masse profonde. Malgré les conclusions, d'ailleurs vagues, d'un certain nombre d'auteurs pour lesquels le « mésoderme » nouveau vient de l'ancien, l'origine *ectodermique* de cette masse n'est pas douteuse d'après les preuves fournies précédemment, et non seulement à l'aide de l'épiderme ancien pour les débuts de la prolifération, mais même ultérieurement, au moins en grande partie, à l'aide de la région extérieure ou épidermique de l'épithélium nouveau. On verra d'ailleurs subsister pendant longtemps une limite indécise entre la masse profonde et l'épiderme (Pl. I 6, 7; III; IV 18, 19, 20; V 29, 32; VI 37; VII 42), à l'inverse de ce qui se passe pour l'épithélium intestinal (Pl. I 6; III).

Cette prolifération donne lieu à une poussée interne de cellules fusiformes qui s'épanouissent dans la cavité du corps (Pl. I 1; VI 39). Ces cellules au moment de leur naissance étaient probablement des cellules mêmes de l'assise ectodermique, ultérieurement enfoncées: c'est ainsi que sur les coupes médianes de *Nephthys* (Pl. VI 39), on voit des cellules (probablement les futures longues cellules perpendiculaires du milieu du névraxe (Pl. VII 40) déjà sous-ectodermiques, reliées à la cuticule par un filament ondulé

entre les cellules de l'ectoderme. Peut-être cependant, si l'apparence qui se présente parfois de certaines cellules profondes se prolongeant par une cellule ectodermique n'est pas une illusion, la production de cellules pourrait aussi se faire à la face profonde de l'ectoderme par division radiale de ses cellules ; je n'ai cependant pas constaté de mitoses ainsi orientées.

Bande germinale. — De la suractivité prolifératrice, le long de la région médio-ventrale du jeune bourrelet, naît la *bande germinale* (1) qui, tout en participant elle-même à la prolifération de cellules migratrices, deviendra de plus en plus définie en un ensemble d'ébauches de divers organes.

La première ébauche de la bande germinale est en amas plus épais d'éléments plus serrés avec des signes d'activité multipliatrice. Sa partie profonde est particulièrement frappante chez *Allolobophora* (Pl. I 3, 4 ; II 10), *Lumbriculus* (Pl. IV 26) et *Tubifex* sous forme d'un amas de grands éléments à protoplasme très colorable (gardant notamment la teinte du carmin après l'action décolorante de l'alcool acide), à grand noyau, souvent clair autour d'un gros nucléole fortement coloré par suite de la condensation de la chromatine ; chez *Lumbriculus* et *Tubifex*, ces cellules sont de taille telle que chacune peut occuper toute la largeur de la masse interne. Ces éléments ont été reconnus depuis longtemps. BÜLOW (83), les décrivant chez *Lumbriculus*, les compare aux « chordazellen » signalées par SEMPER (77) chez *Naïs*, formation énigmatique dans laquelle cet auteur voyait l'homologue de la corde des Vertébrés ; RANDOLPH (92) chez le même animal croit les trouver préexistants en traînées, sur le péritoine de part et d'autre du névraxe, traînées dont la série des « chordazellen » de SEMPER serait chez *Naïs* le représentant dans le bourgeon : pour cet auteur ces « neoblasts » seraient des sortes de cellules reproductrices comparables par leur origine aux œufs, mais d'une adaptation un peu différente, à savoir à la régénération ; d'après les descriptions et les dessins de RANDOLPH les grandes cellules à fort nucléole, provenant de la multiplication des éléments des traînées, et qu'elle

(1) J'emploie ici ce terme avec son acception étendue de masse due à la prolifération spéciale de la face ventrale, et non dans son sens plus restreint et plus précis, auquel je réserverai l'expression de *bande mésodermique*.

désigne encore sous le nom de « neoblasts » sont identiques aux éléments indiqués précédemment comme constituant l'ébauche de la bande germinale ; mais, après comparaison des descriptions et des figures de SEMPER (77) et d'HEPKE (97) qui a revu les « chordazellen », avec celles de RANDOLPH (92), je crois qu'il y a confusion dans le rapprochement de ces divers éléments : car, en fait, d'un côté des éléments de régénération envahissant le bourgeon, de l'autre une file de cellules n'apparaissant qu'ultérieurement à l'aide de la partie médiane des ébauches.

Suivant les conclusions générales énoncées précédemment sur l'origine de la masse profonde, la bande germinale en particulier a une origine *ectodermique* ; cette origine est bientôt particulièrement manifeste chez les animaux pourvus d'un cirre anal, car le siège de la prolifération se trouve entre le cirre et le corps ancien (*Nephtlys*) (Pl. VI 39). C'est d'ailleurs aussi l'opinion de la plupart des auteurs qui ont cherché à préciser le mode d'apparition de cette bande elle-même : SEMPER (77) et HEPKE (96, 97) pour les « lames mésodermiques » des *Naïdiens*, MAKAROW (95) pour le « mésoderme secondaire » de *Tubifex* ; HESCHELER (98), reconnaît aussi l'ectoderme comme le lieu principal d'émigration des « regenerationszellen », tout en admettant comme probable une provenance partielle de l'épithélium intestinal, de la chaîne nerveuse, des faisceaux musculaires. Par contre, pour RANDOLPH (92), ses « neoblasts », éléments de la région de son « mésoderme » considérée actuellement, formant avant leur multiplication deux rangées ventrales péritonéales, la bande germinale aurait une origine mésodermique ; mais, outre la preuve directe de la provenance ectodermique, pour ce qui est des « chordazellen », auxquelles cet auteur comparait les « neoblasts », en plus de leur apparition tardive, HEPKE (97) n'a jamais vu ce cordon cellulaire être le siège d'aucune production étrangère. Je n'ai d'ailleurs chez les *Lombrics* et les *Polychètes* rien retrouvé de comparable soit à la file des « chordazellen » de *Naïs*, soit aux prétendues traînées préexistantes de « neoblasts ». La non-participation de l'entoderme nouveau à la formation du mésoderme (proprement dit) est mise en évidence par les cas de bourgeons caudaux privés de tube digestif, l'un bourgeon latéral chez *All. fætida* d'après ANDREWS, l'autre queue d'une *EULALIA VIRIDIS* trouvée par moi à l'état libre.

Par immigration et multiplication de ses éléments, la bande

germinale se développe et remplit la partie ventrale du bourgeon accru. — Chez *Allolobophora*, cette masse détourne de part et d'autre les prolongements épithéliaux et les cellules fusiformes de la poussée interne ; cette poussée peut être assez abondante pour que l'amas des grands éléments, encore peu développé, y soit comme noyé : alors dans cette poussée, on distingue particulièrement la partie située immédiatement en dehors de l'amas sous forme d'une traînée dirigée vers le névraxe. L'amas, maintenu surtout vers l'extérieur par les traînées, venant buter contre le névraxe, est réparti par le bord interne de la gaine nerveuse en dedans et en dehors de son enceinte (Pl. I 3) ; ainsi le névraxe, qui est resté passif, à en juger par l'aspect de son tissu, notamment l'absence de mitoses, et par l'allure du jeune tissu, est rejoint par une traînée et surtout un amas générateur dus à la prolifération et à la poussée centripète de l'épiderme (Pl. I 1, 3, 4 ; II 8). — Chez *Nephthys*, l'encombrement des tissus est moindre. Des cellules du nouvel ectoderme à la région ventrale, celles qui sont le plus en dehors du côté du névraxe sont inclinées vers lui, et les autres sont dirigées obliquement en sens inverse ; les prolongements de ces cellules rabattues d'un côté et de l'autre forment une couche fibrillaire, tangentielle à la face profonde de l'assise ectodermique ; vers l'intérieur on voit un amas lâche de cellules fusiformes à grand noyau, surtout près du point de divergence des cellules épidermiques (Pl. VI 39). Cet amas cellulaire représente la masse des cellules beaucoup plus grandes des *Lombrics* ; il est situé de même entre deux traînées, dirigées l'une vers le névraxe, l'autre en sens inverse ; seulement ici, le névraxe étant superficiel et non rétracté, retenu qu'il est par l'épiderme avec lequel il fait corps, et l'arrangement des éléments étant hâtif, à un stade où il n'y a pas encore de vrai bourrelet, la surface proliférante se trouve à peu de chose près dans le plan de l'extrémité du névraxe, par suite les deux traînées, grêles, se trouvent de suite complètement divergentes. — Au résumé, d'après *Allolobophora* et *Nephthys*, en négligeant les différences de détail, la *bourde germinale* est au début représentée dans la partie *ventrale* et *médiane* du bourgeon par l'*épithélium*, orienté, d'une part vers le névraxe, d'autre part en sens inverse, et dans l'espace de *divergence* par un *amas* profond (Pl. I 4, 5 ; VI 39).

Mésenchyme. — Le bourgeon, augmentant de volume, se trouve rempli par un *mésenchyme* lâche, plus ou moins développé et plus ou moins distinct des parois et de la bande germinale. Suivant la proposition générale déjà formulée, ce tissu est d'origine ectodermique, au moins en ce sens qu'il provient comme le reste du bourgeon de la prolifération primitive de l'épiderme ancien; des cellules émigrent de l'épithélium nouveau né ainsi, certainement de la partie qui devient nouvel ectoderme, mais probablement aussi, quoiqu'alors à un moindre degré, de celle qui forme le nouvel ectoderme. Ce tissu mal limité par rapport à la bande germinale, paraît aussi provenir en même temps de l'émigration de cellules à la face interne de celle-ci; ces rapports entre la bande germinale et le mésenchyme, on pourrait, sans en changer le fond, les exprimer par une autre formule: le tissu profond pendant sa formation se différencierait en une masse ventrale condensée et de développement actif qui avec l'ectoderme, dont elle n'est pas encore séparée, forme la bande germinale, et en une masse résiduelle, le mésenchyme.

Quelques auteurs seulement ont fait allusion à ce tissu. SEMPER (77), sans entrer dans les détails, était arrivé chez *Naïs* et *Choetogaster* à une conclusion analogue sur sa formation en acceptant une origine ectodermique, probable pour tout le mésoderme. Mais je ne puis admettre: ni l'opinion de MAKAROW (95), d'après *Tubifex* faisant provenir le « mésoderme primaire » d'une émigration cellulaire, partant de deux invaginations entodermiques au voisinage de l'anūs; ni la conclusion de RANDOLPH (92) chez *Lumbriculus* que les petites cellules du « mésoderme dorsal », (assimilées par l'auteur au mésoderme primaire) sont issues de la partie correspondante du péritoine (d'ailleurs d'une façon indépendante des « néoblastes », origine du « mésoderme ventral »); ni enfin l'avis de RIEVEL (96) faisant dériver du mésoderme ancien son « granulationsgewebe », quel que soit le tissu profond, peu reconnaissable à sa description, auquel il donne ce nom, mais qui paraît plutôt être le mésenchyme lacuneux.

Chez *Allolobophora* (Pl. I 6, 7; II 8, 9, 10; IV 16, 17) ce tissu de remplissage devient abondant, dès que le bourgeon a pris un certain accroissement: c'est un tissu très lâche, dont les cellules, se résolvant sur les bords en membranes délicates, ou en filaments, en continuité de l'une à l'autre, forment un réseau irrégulier; les mailles en sont occupées par des *lacunes* de taille variable, à

contour accentué ou indécis suivant les points. Les très jeunes bourgeons de *Cirrature* (Pl. vi 34), montrent un tissu plutôt homogène, commençant à se creuser de lacunes dans la partie profonde pour se résoudre plus tard en un réseau lâche, restant compact vers la surface pour faire partie ultérieurement de la bande germinale ; il semble donc qu'on peut ici considérer ces deux parties comme une différenciation d'un même tissu primitif. Chez *Aricia Mülleri* (Pl. v 27, 28, 29), où le tissu profond est particulièrement abondant à l'extrémité renflée du bourgeon, l'extension de la métamérisation semblerait indiquer que presque tout ce tissu profond lui appartient, le mésenchyme se trouvant alors dès le début extrêmement réduit au sinus vasculaire qui confine à l'intestin.

Délimitation fibrillaire des ébauches. — Un caractère frappant de la structure du bourgeon, c'est l'extension précoce de fibrilles, prolongements très fins et très lointains de cellules épithéliales, fibres musculaires très jeunes ou leurs terminaisons : cette formation domine toute l'organogénie, différenciant et délimitant les ébauches, tout en jouant probablement un rôle très important dans les connexions organiques ; malheureusement, dans ce labyrinthe d'une complexité et d'une finesse extrêmes, dont le dessin le plus délicat serait impuissant à rendre seulement l'apparence, il est très difficile de suivre ces prolongements dans leurs inflexions et leurs intrications et d'établir complètement leurs relations histogéniques. Cette disposition, cependant si nette à l'emploi d'une technique, soignée comme préparation et comme observation, n'avait pas, à ma connaissance, été signalée encoré, ou, tout au moins, si quelques observateurs ont décrit ou figuré quelques prolongements cellulaires, ce n'est que très exceptionnellement et très imparfaitement, puisque pour les tissus profonds leurs dessins, insuffisamment poussés, ne figurent ordinairement les cellules que par leurs noyaux, et ils n'ont pas accordé à ce caractère toute sa généralité et toute sa valeur ; les auteurs parlent seulement de la séparation d'une masse primitive en plusieurs, par une sorte de clivage ou de condensation ; ces procédés sont effectivement mis en œuvre, mais ils sont souvent accompagnés de la délimitation fibrillaire, et même dans bien des cas, comme on va le voir, ce mode de délimitation est tout au moins dominant. Vraisemblablement les recherches embryogéniques prêteraient aux mêmes considérations et aux mêmes critiques.

La délimitation la plus hâtive et la plus fréquente est due à des *faisceaux* de fibrilles. — Dès le début, dans la bande germinale, la masse profonde est séparée de l'épiderme par les traînées rabattues dans un sens et dans l'autre. Chez *Nephthys* (Pl. vi 39), et *Aricia* (Pl. v 28), c'est une ligne de fins prolongements entrelacés, qui semble marquer nettement la limite, mais qui n'empêche pas le passage d'éléments vers l'intérieur. Chez *Allolobophora*, (Pl. i 3, 4, 5) c'est de chaque côté un paquet plus ou moins épais de prolongements cellulaires et de cellules fusiformes, écartés, puis de plus en plus rabattus de part et d'autre par l'accroissement de l'amas des grandes cellules; bientôt celles-ci, dans les parties latérales du bourgeon, en prenant une disposition transversale, se trouvent vers le sommet en discordance avec les cellules épidermiques; disposition d'où pourrait naître l'illusion que la masse interne et l'épiderme sont distincts dès l'origine. — En même temps, chez *Allolobophora*, des grandes cellules poussent des prolongements relevés vers la base du bourgeon; dans la partie médiane (Pl. i 4), ces prolongements cheminent dans la profondeur même de la masse, tandis que vers les parties latérales (Pl. i 5) ils se rapprochent davantage du bord ventral. — Les traînées longitudinales, formées chez les Polychètes par les prolongements sous-épidermiques dirigées vers le névraxe, et chez *Allolobophora* par la traînée interne dans la masse des grandes cellules dont il vient d'être question, se développant, se condensant et se régularisant, deviennent: 1° sur la ligne médiane, une mèche de très fines fibrilles, le futur cordon fibrillaire nerveux (substance ponctuée); 2° deux faisceaux, un de chaque côté, représentant les futurs rubans musculaires longitudinaux ventraux; ces faisceaux semblent la continuation de prolongements venant, en s'incurvant vers la base du bourgeon, des cellules de la bande germinale placées vers la surface et vers la profondeur, d'où une sorte de *plume* renversée dont la tige serait le faisceau (Pl. vi 38; i 9, 10; iv 26). Ainsi le cordon fibrillaire nerveux au milieu, et les rubans musculaires de part et d'autre, différencient à leurs niveaux la bande germinale en deux lames, l'une superficielle, ultérieurement surtout *épidermique* et *neurale*, et l'autre profonde, ultérieurement surtout *cœlomique* (*mésoderme* proprement dit): chez les Polychètes (Pl. v 27; vi 34, 39) cette différenciation est très hâtive, la masse interne ne représentant que l'ébauche profonde et se trouvant dans cette région séparée dès sa formation par des

fibrilles de l'assise épithéliale ; mais chez *Allolobophora* (Pl. I 6 ; II 9, 10 ; III 13), où le névraxe sera profond et bien séparé de l'épiderme, la masse interne fournit à la fois, par sa partie périphérique, plus épaisse au milieu, surtout l'ébauche nerveuse, et par sa partie centrale surtout l'ébauche cœlomique, ébauches dont la séparation fibrillaire est plus tardive, à savoir lorsque la prolifération a fourni une masse interne suffisante ; *Lumbriculus* (Pl. IV, 26) présente un état intermédiaire, en ce sens que les cellules de l'ébauche profonde se distinguent des autres par leur très-grande taille. — Des fibrilles transverses coopèrent aussi à la délimitation ; mais, échelonnées d'abord en groupes séparés, elles jouent un rôle important surtout pour la délimitation dans la longueur, c'est-à-dire, pour la métamérisation : chez *Aricia* (Pl. V 28, 29), et, il semble, aussi chez *Nerine cirratulus*, des fibrilles, paraissant être des prolongements épidermiques, s'étendent dans les parties latérales du bourgeon, à travers la masse profonde, et, premiers indices de cloisons, découpent des tranches cellulaires, futurs sacs cœlomiques ; chez *Allolobophora* (Pl. II 9, 10), *Nephthys* et *Phyllodoce* (Pl. VII 42), si le rôle des cellules paraît plus actif dans leur propre répartition, les groupes n'en sont pas moins dès le début séparés par des filaments d'où dérivent les cloisons elles-mêmes, et les faisceaux musculaires transverso-sagittaux sont dès leur origine en disposition intersegmentaire. — Chez *Allolobophora* (Pl. I 6 ; III 13), le profond névraxe commence dès son apparition à être incomplètement limité tout autour, notamment du côté de l'épiderme, par des éléments fusiformes de directions diverses. — A la région dorsale de la paroi du corps, et autour de l'intestin, la délimitation par les faisceaux est plus rapidement complète (Pl. I 6, III).

Une délimitation plus précise s'observe ultérieurement, sous la forme d'une ligne fine, qui semble être l'origine d'une membrane *basale*. Elle apparaît d'abord aux zones médianes somatiques et intestinales, par exemple à la surface interne du cordon fibrillaire nerveux (Pl. III 13 ; VII 40), et, en continuité avec elle, à la face profonde de l'épithélium intestinal qui se trouve ainsi très hâtivement limité (Pl. III). Chez les Polychètes l'extension de cette membrane est plus rapide que chez les Oligochètes : ainsi chez *Nephthys* (Pl. VII 43, 46) on voit dans les régions latérales l'épiderme limité par cette ligne notamment entre les deux sacs sétigères, dès qu'ils sont nettement différenciés ; par contre, chez *Allolobophora*, l'épi-

derme dans la région ventrale n'est ainsi délimité que très tardivement, en sorte que la limite intestinale, qui sur la ligne médiane (Pl. III 13) est en continuité avec le névraxe, plus latéralement (Pl. III 14, 15) reste longtemps interrompue au sommet du bourgeon. — Bien que cette ligne fine apparaisse comme ébauche d'une basale, elle n'est cependant pas à l'origine une membrane continue, d'après mes observations chez *Allolobophora*, *Aricia*, *Nerine*, *Nereis*, *Nephtys Typosyllis*, *Phyllodoce*, faites sur des structures, il est vrai, très délicates, mais avec le plus grand soin à l'aide de l'objectif apochromatique à immersion homogène $2^m/m$ de Zeiss. Ainsi, en suivant cette ligne, j'ai constaté assez fréquemment des interruptions avec déplacement parallèle, soit dans le même plan optique par une brisure du trait, soit en changeant de point par disparition suivie de réapparition plus profondément; en tous cas, en épaisseur ou en longueur, il y a interruption dans la surface considérée. J'ai vu presque partout cette limite se laisser traverser par des filaments, notamment par des prolongements des cellules épidermiques: en effet souvent on retrouve des filaments de part et d'autre de la limite, exactement au même niveau, avec la même direction non seulement lorsqu'ils sont perpendiculaires, mais même lorsqu'ils sont obliques; par contre d'autres filaments semblent plutôt se rabattre brusquement le long de la ligne, peut-être pour la traverser plus loin. Puisque la ligne fine n'est pas une membrane continue et que des fibrilles viennent faire corps avec elles, on peut se demander si cette limite n'est pas elle-même formée de *fibrilles* entrelacées en un mince feutrage: vers le sommet du bourgeon des faisceaux de fibrilles, manifestement prolongements cellulaires, sont assez fins pour ressembler à une ligne fine; sur des coupes de bourgeons d'*Allolobophora* la ligne fine, à la base du bourgeon, au lieu de se continuer avec la membrane basale ancienne, se résolvait en fibrilles qui rejoignaient les fibrilles musculaires longitudinales et se perdaient avec elles dans des parties plus profondes du corps ancien; au sommet du bourgeon, la ligne fine apparaît (Pl. IV 25) soit continue, soit par lambeaux, mais toujours adossée à la surface externe des faisceaux transverses; d'autre part, elle n'est dans ce même état jeune en relation avec l'épiderme, que par les prolongements qui la traversent assez loin du corps cellulaire conique d'où ils émanent: comment admettre qu'une membrane puisse être

produite ainsi comme à distance et néanmoins assimilée à une sorte de cuticule profonde ?

Dans certaines régions la délimitation est tardive, indice d'une continuation de la prolifération pour la production de nouvelles ébauches. — Au champ latéral, large bande comprise entre les faisceaux longitudinaux ventral et dorsal, le caractère dominant et assez durable est la continuité de l'épiderme avec la masse profonde, en rapport avec la production ultérieure de masses sétigères et de néphridies (*Allolobophora* (Pl. I 7; IV 18-20, 23-24), *Lumbriculus*; *Capitella*, *Aricia* (Pl. V, 32), *Nerine*, *Nephthys* (Pl. VII 42-45), *Phyllodoce* (Pl. VI 37) : chez *Allolobophora*, où les champs latéraux sont d'abord de situation ventro-latérale, cette continuité est frappante sur les coupes sagittales et les coupes transversales ; tandis que, pour les coupes frontales, elle ne se manifeste guère que dans leur succession jusqu'aux sections presque tangentielles n'atteignant plus que l'épiderme ; chez *Nephthys*, l'apparition de la limite étant hâtive dans la région des organes sétigères, c'est surtout sur les bords des champs latéraux le long des lignes ventro-latérale et dorso-latérale, entre les masses latérales et les faisceaux longitudinaux ventraux et dorsaux (Pl. VII 42), que persiste la continuité entre la masse profonde et l'épiderme, comme le montrent, outre la série transversale, les sections correspondantes à ces lignes dans les séries sagittale et frontale. Chez *Chaetogaster*, v. Bock (97) précise de même le lieu de prolifération épidermique entre les bandes musculaires. — Le cordon fibrillaire nerveux et le faisceau longitudinal ventral, qui établissent, dans la masse provenant des grandes cellules primitives, une séparation entre une lame superficielle et une lame profonde, sont ordinairement rapprochés ; mais chez *Allolobophora* (Pl. III), entre eux est un intervalle le long duquel la partie de la lame superficielle, située sur le côté de l'ébauche neurale, encore mal distincte de celle-ci, n'est pas limitée non plus par rapport à la lame profonde, ébauche coelomique : des prolongements des cellules épidermiques elles-mêmes la traversent pour passer dans les cloisons nouvelles ; c'est là que se produira ultérieurement l'envahissement coelomique autour du névraxe pour l'isoler.

Réelle ou plus ou moins fictive, la limite (membrane et faisceaux, ou continuité) est traversée par des fibrilles par exemple émanées de l'épiderme ou allant s'y perdre ; parfois même on voit sous les

cellules épidermiques un lacis formé par de fines ramifications de leurs prolongements et de fibrilles profondes ayant traversé la limite. Le rôle de ces connexions est de fixer les cellules, mais peut-être aussi d'entretenir entre elles une communication de nature nerveuse.

Les membranes limitantes, quelle qu'en soit l'origine, se régularisent et s'épaississent peu à peu. La *cuticule*, à la surface de l'épiderme, atteint rapidement une certaine épaisseur chez *Allolobophora* (Pl. I 6, 7; II 8, 9; III, IV); la *basale* sous-épidermique ne se développe que beaucoup plus lentement (Pl. IV 25).

Métamères et Cœlome. — La métamérisation, suivie du creusement de cavités cœlomiques, atteint en premier lieu le mésoderme, comme l'indiquent aussi BÜLOW (83) pour *Lumbriculus* et HEPKE pour *Naïs*. Elle y débute vers le sommet par la région ventrolatérale, d'où d'une part elle s'étend plus ou moins vers la ligne médiane ventrale et d'autre part envahit plus lentement la région dorsale. Mais sur l'origine et la valeur de cette métamérisation mésodermique, les résultats de mes observations diffèrent assez suivant les espèces. — C'est chez *Cirratulus* (Pl. VI 33) que j'ai rencontré le type le plus simple : la masse mésodermique, devenue, à la face profonde de la bande germinale, distincte du mésenchyme dissocié, est d'abord compacte ; puis, de chaque côté, la bande mésodermique se creuse et se renfle en une succession de sacs cœlomiques. — *Allolobophora* (Pl. I 7; II 9; III 14, 15) montre encore des sacs mésodermiques assez nets : dans la partie profonde de l'amas de grandes cellules, développé de chaque côté en bande mésodermique, les éléments se disposent assez régulièrement : d'où des tranches qui se creusent de cavités cœlomiques, limitées par un épithélium assez bien indiqué ; mais la région de prolifération, dès son début et de même plus tard au sommet du bourgeon (Pl. III 14, 15), est traversée de filaments transversaux, notamment de prolongements épidermiques, qui, s'interposant entre les éléments ébauches des tranches, jouent manifestement un rôle important dans la métamérisation. — Chez *Nephtys* et *Phyllodoce* les sacs mésodermiques sont plus confus : les cellules des parties latérales de la bande germinale ainsi que des filaments entremêlés se développent et se groupent en amas, ainsi qu'en faisceaux transverso-sagittaux qui les séparent ; mais en général ces amas, ne paraissant guère définis

autrement que par les faisceaux, sont à cavité assez diffuse par suite à paroi épithéliale peu nette (Pl. VII 41, 42); et même, vers le plan médian, les faisceaux sagittaux, futures cloisons, s'amincissant, puis disparaissant lorsque les ébauches des masses sétigères ne sont plus atteintes, le tissu devient lâche, dépourvu d'orientation et de métamérisation (Pl. VII 40; VI 36). — Mais dans les stades primitifs il est souvent difficile d'apercevoir une membrane épithéliale ou une limite : des éléments à contours fusiformes que l'on peut parfois découvrir à la surface des amas sétigères ou des cloisons peuvent souvent être rapportés aussi bien à des fibres musculaires qu'à des cellules épithéliales plates et allongées; une ligne fine pourra passer pour un prolongement cellulaire au lieu d'une membrane naissante. C'est ainsi que chez *Nephthys*, d'après une série de coupes frontales d'un bourgeon assez avancé, il semble que sur les côtés du tube digestif les sacs coelomiques sont plus nets : à un certain niveau (Pl. VII 44) on voit une ligne fine, tapissée intérieurement d'une paroi épithéliale assez distincte, se répéter en une série d'arcades comprimées et obliques, s'appuyant sur la limite de l'épiderme, où la ligne fine semble parfois pénétrer, et atteignant par leur sommet le tube digestif; ces arcades circonscrivent des cavités coelomiques, bien délimitées au moins à ce niveau; il faut cependant remarquer que les sections des fibres sagittales, appuyées contre la ligne fine, surtout contre la partie antérieure dans chaque sac, se trouvent dans l'épaisseur de la paroi du sac, ou même, lorsque ces sections s'étendent, encore plus vers l'intestin, dans la cavité même des sacs. En suivant la série vers la face dorsale, on voit la cavité du sac s'effacer, probablement parce qu'on en atteint la limite bien que cette terminaison ne soit pas absolument manifeste; au-delà (Pl. VII 43), on trouve un tissu de cellules plus ou moins éparses, qui paraissent représenter le mésenchyme; il est traversé par des éléments fusiformes, dont certains notamment sont transversaux et viennent se réfléchir contre le tube digestif. La ligne fine qui circonscrit les sacs est sans doute une basale naissante, les cellules fusiformes étant des fibres musculaires destinées à s'insinuer entre les sacs pour former les cloisons, et, effectivement, il est fréquent de constater pour des fibres, développées et certainement musculaires, une incurvation depuis les cloisons jusque dans la couche longitudinale de l'intestin; il serait moins vraisemblable de considérer ces cellules fusiformes comme destinées à circonscrire les amas, futurs

sacs, bien qu'en certains points on voie un corps cellulaire, atténué à ses deux extrémités et appliqué contre la ligne fine qui serait alors considérée comme le prolongeant (Pl. VII 44) : ces prolongements sont en effet beaucoup plus fins et plus régulièrement disposés que ceux des cellules fusiformes. Dans la première interprétation, cette série de coupes démontrerait l'existence de vrais sacs cœlomiques sur les côtés du tube digestif, envahissant la partie dorsale du bourgeon en refoulant le mésenchyme ; dans la seconde manière de voir, les sacs seraient ouverts du côté du mésenchyme et se formeraient par le découpage de celui-ci au moyen de fibres incurvées. En suivant au contraire la série du côté ventral, et en arrivant à la région des organes sétigères (Pl. VII 45), par l'épaississement de l'épiderme, et de la paroi cœlomique voisine pour contribuer à la formation de ces organes, le mésoderme est comprimé, ses cavités disparaissent et les limites fines elles-mêmes s'effacent, jusqu'à ce que, après le niveau du tube digestif (Pl. VII 46), la paroi interne des sacs et la cavité se dégagent de nouveau, mais très peu nettes, et fugaces, car bientôt la coupe atteint une région où, les parois internes disparues, la cavité devient unique par confluence longitudinale et transversale de toutes les cavités : s'il y a réellement sur les côtés des sacs bien distincts, il est possible que cette confluence ventrale, au lieu d'être due à une absence de métamérisation primitive sur la ligne médiane, résulte d'une fusion très hâtive des sacs cœlomiques dans cette région ; cependant cette hypothèse de sacs cœlomiques primitivement complets, qu'admettait EMERY (86) dans le bourgeon de *Nephthys*, avec disparition ultérieure des mésentères ventraux et dorsaux, ne serait guère en accord avec l'état jeune des bandes mésodermiques au sommet du bourgeon (Pl. VII 41, 42). — Un type plus divergent encore est réalisé dans *Aricia Mülleri*, et, il me semble aussi, chez *Nerine cirratulus* : la masse profonde est d'abord parcourue par des ramifications irrégulières de très fines fibrilles ; puis, dans les parties ventrolatérales (Pl. V 28, 29, 31, 32), ces fibrilles s'espacent en lignes parallèles sagittales, obliques en dedans et en bas, premiers indices des futures cloisons ; elles atteignent toute l'épaisseur de la masse, au sujet de laquelle il est difficile de se prononcer : soit à la fois mésoderme et mésenchyme restant indistincts, soit mésoderme seul, par une extrême réduction primitive du mésenchyme (p. 81) ; ces fibrilles s'effacent vers la région médiane (Pl. V 27, 30), qui n'est envahie qu'à la longue par

les cloisons ; de plus les segments mésodermiques ainsi découpés restent longtemps pleins. — Ainsi la métamérisation semble présenter une *échelle de types* de moins en moins explicites : à une extrémité, dans le type le plus dilaté, la *bande mésodermique*, bien *distincte*, par son *activité propre*, graduellement sur sa longueur vers le sommet, se renfle et se creuse en *sacs* coelomiques, qui, bien limités et clos, s'accroissent et s'étendent progressivement en refoulant le mésenchyme ; à l'autre extrémité, dans le type le plus condensé, le *mésoderme*, plus ou moins *indistinct* du *mésenchyme*, reste *passif* et est découpé, par des *faisceaux*, surtout latéraux et sagittaux, ébauches hâtives de cloisons qui s'étendent progressivement vers le plan médian, en amas d'abord mal délimités et mal creusés en sacs coelomiques ; entre ces deux types extrêmes une série de transitions. Telle est du moins la conclusion qui paraît découler de mes observations ; il est possible cependant, vu le petit nombre de bourgeons dont j'ai pu disposer, surtout chez les Polychètes (car l'obtention de ces bourgeons est déjà un travail), que des stades précoces et fugaces de sacs coelomiques plus nets aient pu m'échapper : un exemple invite à la prudence, c'est celui de *Nephthys* où des sacs bien limités, au moins à un niveau, dissimulés sur les sections sagittales, sont mis en évidence dans une série de coupes frontales ; par contre, mes préparations de stades encore très jeunes de *Aricia*, me paraissent démonstratives, et, comme c'est là le type extrême, peu importe que chez *Nephthys* le développement soit plus ou moins condensé.

La métamérisation mésodermique, née dans les deux régions ventro-latérales s'étend progressivement d'une part ventralement vers la ligne médiane, d'autre part sur les côtés jusqu'à la région dorsale. — Lorsque cette métamérisation débute par des sacs coelomiques assez nets (Pl. VI 33), on les voit, par l'examen des stades successifs le long du bourgeon, se rapprocher vers la ligne médiane et même s'y fusionner dans chaque paire par la disparition du mésentère ventral ainsi produit, s'étendre l'un et l'autre vers l'intestin, puis respectivement de chaque côté et enfin dorsalement pour s'y rejoindre ; le mésenchyme se trouve ainsi progressivement refoulé, mais une partie persiste et est resserrée entre les sacs et l'intestin pour fournir les vaisseaux longitudinaux ventral et dorsal, entre les sacs successifs pour donner notamment les futurs vaisseaux transversaux. Quelques détails sont à ajouter pour *Allolobophora* :

les sacs, fusionnés sur la ligne médiane, y sont étroits (Pl. III 13), étant comprimés par la grande épaisseur de l'ectoderme, préparant le dégagement du névraxe et sa séparation de l'épiderme; les coupes frontales (Pl. II 12) montrent que les sacs coelomiques se développent vers la région dorsale le long de l'intestin et en laissant le mésenchyme sur le côté; ces sacs ne tardent pas à communiquer entre eux, car les cavités, sauf les dernières, sont remplies d'éléocytes anciens (Pl. III 13, 15; IV 16) envahissement de matière jaune que l'on distingue d'ailleurs à la vue simple sur le bourgeon transparent. — Dans les types où les cloisons jouent le rôle prédominant dans la métamérisation (*Aricia*, *Nerine*, *Nephthys*, *Typosyllis*, *Phyllodoce*), on voit l'état des faisceaux sagittaux retracer les progrès de leur envahissement à partir des côtés vers le plan médian, par l'atténuation progressive de leur épaisseur depuis la paroi du corps et leur arrêt momentané contre le bord de l'intestin; en sorte qu'ici la métamérisation, d'origine plus complètement latérale, s'étend à peu près en même temps sur les régions médianes ventrale et dorsale.

Un autre envahissement des cavités mésodermiques s'observe chez les Lombrics, dont l'effet est d'isoler le névraxe de la paroi du corps: à une certaine distance du sommet du bourgeon, l'ectoderme, très épais à la région ventrale, mais sans saillie spéciale du névraxe, est progressivement creusé par des diverticules coelomiques, de part et d'autre de ce névraxe, dans cette région réservée située entre le cordon fibrillaire nerveux et de chaque côté le faisceau longitudinal ventral, où nous avons constaté (p.) une persistance de communication entre les tissus superficiel et profond: d'abord, à ce niveau on voit les prolongements épidermiques passer dans les cloisons (Pl. III 14, 15), tandis que plus en dehors, lorsque la section atteint le faisceau longitudinal, les prolongements, venant soit de l'épiderme, soit des cloisons, se montrent rabattus contre le faisceau suivant la disposition pennée déjà indiquée pour un stade antérieur; puis, les prolongements transversaux s'écartent au-dessus et au-dessous de chaque diverticule coelomique qui s'insinue entre eux (Pl. III 15); ces diverticules contournent ainsi le névraxe pour venir ultérieurement se rejoindre entre lui et l'épiderme, l'isolant ainsi dans la cavité générale (Pl. III 13).

La métamérisation des parois suit celle du mésoderme; on peut chercher s'il est entre elles quelque rapport mécanique. Lorsque l'évolution des organes sétigères est très hâtive (*Nephthys*), on peut

la considérer comme provoquant la métamérisation à la fois interne par le développement de leurs ébauches entre les faisceaux sagittaux, et externe par les saillies en parapodes qu'amène leur accroissement (Pl. VII 45, 46). On pourrait supposer dans le cas précédent que les faisceaux jouent le rôle de brides limitant mécaniquement le gonflement à leurs intervalles ; mais chez *Nephtys*, *Typosyllis*, la métamérisation, se propageant au névraxe, ne l'atteint au contraire d'abord que superficiellement ; bien plus, chez *Aricia* (Pl. V 31, 32), et chez *Cirratulus* (Pl. VI 33), bien que les segments mésodermiques forment latéralement empreinte dans l'ectoderme, la surface externe de celui-ci reste lisse ; et inversement, chez *Aricia*, le plissement externe débute par les régions médianes et n'y est que superficiel. Il semble résulter de là que les métamérisations superficielle et profonde, sont sous la dépendance mécanique, non pas l'une de l'autre, mais d'une de ces causes générales de développement qu'il est si difficile de saisir.

Parfois on peut surprendre à ses débuts une anomalie de segmentation : l'examen extérieur du bourgeon transparent ou l'observation de coupes montrent sur certains bourgeons un défaut de correspondance entre les métamères des deux côtés, qu'il y ait excès d'un côté, ou, ce qui est plus fréquent, que, le nombre étant le même, il y ait un simple déplacement donnant lieu à des irrégularités compensatrices ; mais l'observation ne donne pas la clé de ces anomalies, ou, plus exactement, elle n'indique pas la cause mécanique de la correspondance habituelle entre les deux moitiés du bourgeon.

Bourgeon.

La prolifération régénérative amène, au pourtour de l'anus, la saillie d'un bourrelet. Puis, par la localisation d'une activité plus grande, d'où résulte la bande germinale, ce bourrelet forme à la face ventrale une saillie, qui même, chez beaucoup de Polychètes, se prolonge en 1 ou 2 cirres caudaux ; ainsi l'anus se trouve orienté dorsalement sous la forme d'une ouverture oblique. Cette bande germinale établie, le bourgeon s'allonge par l'accroissement de tout le bourrelet ; la prolifération se poursuit vers le sommet, laissant

cependant à l'extrémité une région (*pygidium*), qui chez la plupart des Polychètes, est bien développée et différenciée, portant les cirres, mais qui ailleurs, surtout chez les Oligochètes, est plus complètement effacée et sans cirre ; la présence de cirres, surtout lorsqu'il n'y en a qu'un médian, conserve naturellement une position dorsale à l'anus ; mais ailleurs l'anus devient peu à peu terminal (fig. 4, 5, 6, 7, 8).

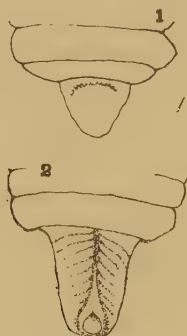


FIG. 4. — Bourgeons caudaux d'*Allolobophora foetida*. — 1. Bourrelet avec saillie ventrale, d'où anus dorsal. — 2. Bourgeon allongé ; anus dorso-terminal ; vaisseau dorsal pair, déjà impair à la base par fusionnement ; vaisseaux latéraux transverses. — $\times 20$.

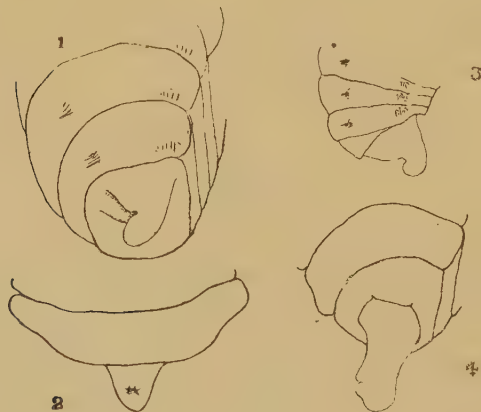


FIG. 5. — Bourgeons caudaux de *Cirratulus*. — 1. Bourrelet avec saillie ventrale, d'où anus dorsal. — 2, 3. Bourgeons un peu plus avancés avec anus dorsal. — 4. Bourgeon allongé, avec anus dorso-terminal. — $\times 20$.



FIG. 6. — Bourgeons caudaux d'*Arica Müller*. — 1. Avec anus dorsal. — 2. Allongé avec cirres, et segmentation commençante. — $\times 20$.



FIG. 7. — Bourgeon caudal de *Nephthys*, en mamelon verdâtre, estompé en rouge par des espaces sanguins sur les côtés et à la base, avec cirre impair et anus dorsal. — $\times 20$.

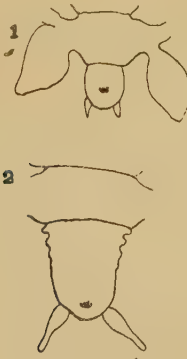


FIG. 8. — Bourgeons caudaux de *Phyllodoce maculata*. Avec cirre pair. — 1. En mamelon avec anus dorsal. — 2. Allongé, avec anus dorso-terminal, et segmentation commençante à la base. — $\times 20$.

Segments et parapodes. — La métamérisation de la paroi naît d'une façon indistincte dans la région propygidiale de prolifération, et vers la base du bourgeon (fig. 6, 8, 9) devient de plus en plus nette par l'accentuation des plis, leur envahissement sur tout le pourtour, et leur écartement. Chez *Nephthys* l'évolution de chaque métamère est rapide, en sorte que, sur un bourgeon formé de quelques segments seulement, ceux de la base peuvent déjà être très avancés, pourvus d'acicule et de soies (Pl. VII 46); dans les types à parapodes bien développés, les ébauches de ces appendices sont précoces et représentent les premiers indices de la métamérisation externe: ils ne résultent pas seulement de saillies, mais aussi de la dépression des sillons intermédiaires, en sorte que dans cette région, malgré l'élargissement du corps, le tronc lui-même devient plutôt plus étroit au profit des parapodes (fig. 9). — Dans

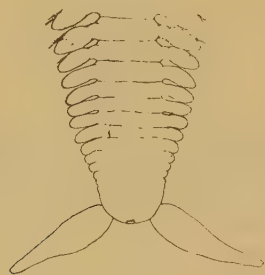


FIG. 9. — Extrémité de bourgeon caudal avancé de *Phyllodoce maculata*, avec segments et parapodes de plus en plus nets vers la base, les parapodes se développant par allongement, mais aussi avec empiètement sur le tronc primitif. — $\times 45$.

une préparation frontale de *Nephthys* (Pl. VII 45, 46) aux régions correspondant aux corps sétigères, l'épiderme est en prolifération: surtout en arrière de la saillie de chaque corps dans cet épiderme, on observe une réunion de grands éléments avec amas chromatiques, indices de division en préparation; vers le sommet du bourgeon, il semble même qu'il y a une grande cellule par segment naissant: ces foyers de prolifération, peut-être 1-cellulaires au début, se rattachent sans doute à l'accroissement des parapodes.

Pygidium. — On peut considérer comme limite du pygidium la ligne de divergence caractéristique, signalée précédemment, qui

s'établit dès le début entre prolongements cellulaires et fibres, les uns dirigés vers le corps ancien, des autres inclinés en sens inverse vers le bord cicatriciel, ligne se suivant sur tout le pourtour du bourgeon, mais plus accentuée à la face ventrale où elle marque le point d'origine de la masse profonde. (*Allolobophora* (Pl. III), *Lumbriculus*; *Aricia* (Pl. V 30, 31), *Nerine* (Pl. VI 35), *Nereis* (Pl. VII 40, 41, 42), *Nephtys*, *Typosyllis*, *Phyllodoce* (Pl. VI 36).

La région terminale, ainsi séparée à l'extrémité du bourgeon en arrière de la zone de prolifération, par cette divergence dont l'empreinte persiste longtemps, est ensuite soumise à un développement et à une différenciation plus ou moins avancés : les prolongements inférieurs à peu près transversaux, ou plus ou moins obliques à la surface et inclinés vers le sommet (Pl. I 7; III; V 30; VI 36; 39, 40, 41), traversent l'extrémité de la bande mésodermique, où cette pénétration des filaments épidermiques est d'ordinaire particulièrement manifeste, ou même la contournent tangentiellement; plus loin le long de la courbe du bord du bourgeon, les cellules se redressent successivement en éventail autour du sommet du mésoderme, de manière à redevenir, à la marge de l'anus, transversales, mais de direction inverse. — Cet entrelacement des filaments inverses est l'ébauche d'un sphincter anal plus ou moins important, et la calotte épidermique peut se développer plus ou moins et même se prolonger en un ou deux cirres caudaux (fig. 6, 7, 8, 9; Pl. VI 39, VII 40).

Ce pygidium est grand et bien différencié chez *Nereis*, encore bien net chez *Nephtys* (Pl. VII), etc. Par contre, chez les *Oligochètes* (Pl. III), et chez *Cirratulus* (Pl. VI 33) etc., ce pygidium n'est plus que virtuel : le bourgeon est annelé jusqu'au bout, la masse profonde s'étend jusqu'à l'extrémité où elle n'est plus recouverte que d'une calotte épidermique simple. Chez *Aricia* (Pl. V 30, 31), par une disposition intermédiaire, il reste à l'extrémité une région d'une certaine longueur, peu distincte, mais non atteinte par la segmentation externe, à la limite de laquelle se trouve la ligne de divergence; mais la masse profonde s'étend vers le sommet, même avec débuts de métamérisation bien au delà de ce niveau, en sorte que la calotte épidermique peu épaisse n'est développée que latéralement, en une coupe à marge élevée formée de cellules rabattues très obliquement. — Le *sphincter anal* n'est après tout qu'un des faisceaux transversaux, d'abord sagittaux et latéraux, puis plus ou moins

circulaires, mais plus avancé dans son développement, par suite plus épais, à fibres plus larges, plus fortement colorable; le volume en est variable suivant la taille même du pygidium: chez les Annélides à pygidium bien distinct il occupe toute l'épaisseur de la masse interne, très étendu chez *Nereis*, plus court chez *Nephtys* (Pl. VII), *Typosyllis*; déjà chez *Nerine* (Pl. VI 35) il est moins épais et relégué contre les parois épithéliales, enfin chez *Allolobophora* (Pl. III 15) il n'est plus reconnaissable qu'en ce que dans la série simple des fibres circulaires intestinales leurs sections sont près de l'extrémité un peu plus accentuées. Dans les plans de direction sagittale qui sont semilatéraux, atteignant l'intestin, les faisceaux du sphincter encore sagittaux (et non encore déviés circulairement comme dans le plan médian) se joignent aux extrémités recourbées des faisceaux longitudinaux et, avec eux, se réfléchissant contre l'intestin, forment dans le pygidium des boucles variées (voir p. 106) (Pl. VI 36). — Les extrémités des faisceaux sagittaux du sphincter sont en relation dans l'épiderme avec les éléments qui bordent en arrière la ligne de divergence. Dans les cas de pygidium bien distinct, sur les côtés, par suite de la diminution du diamètre, et de l'inflexion du contour qui en résulte, ces éléments étroits et allongés, bien que dans le plan transversal du sphincter, se trouvent couchés sur la tangente d'inflexion: il en résulte une apparence de ligne prolongeant à travers le pygidium, en arrière du sphincter, les contours superficiels du bourgeon, et séparant le reste de ce pygidium sous la forme d'une calotte qui semble comme surajoutée (*Nephtys* (Pl. VI 39; VII 40, 41, 42, 43), *Nerine*) (Pl. VI 35); cette inflexion, bien que précoce, est peut-être due à une sorte de traction des faisceaux du sphincter. — A la région ventro-médiane, on observe souvent, par exemple chez *Nephtys* et *Typosyllis*, une différenciation de l'ectoderme, au-dessous du point de divergence et au niveau du sphincter, en une sorte de coin ou de sangle, avec cellules étroites perpendiculaires à la surface et dont on voit des prolongements passer entre les fibres du sphincter (*Nephtys*).

Le cirre caudal unique (fig. 7) ou double (fig. 8, 9), développé sur le pygidium, est d'origine exclusivement *ectodermique*, comme l'avait indiqué PRUVOT chez *Syllis*. Ainsi chez *Nephtys* (Pl. VI 39) on voit nettement, sur le nouvel épithélium qui prolonge l'ectoderme et au contraire est encore mal raccordé avec l'entoderme cilié, le cirre impair apparaître par l'allongement de la calotte de cellules

rayonnantes, fromée en arrière (autrement dit en dedans) du point de divergence ; pendant cet allongement les cellules de la surface cylindrique du cirre conservent, en prenant une certaine obliquité, leur direction vers la base ; l'intérieur, formé par le mélange de cellules allongées et des prolongements infléchis des cellules superficielles, est en faisceau longitudinal, en partie racine du cordon fibrillaire du névraxe (Pl. VII 40). *Aricia* (fig. 6) présente encore deux petits cirres ; chez les animaux sans cirre (*Allolobophora*, *Cirratulus*) la calotte terminale à cellules rayonnantes peut être considérée comme représentant virtuellement la base d'un cirre qui n'a pas fait saillie. — Chez *Nephtys*, type à cirre impair, j'ai plusieurs fois observé la formation au début de deux mamelons d'où résultait un cirre bifurqué (fig. 2, p. 49) ; mais ensuite le cirre devenait unique tantôt par l'accroissement de la base commune qui laissait la fourche à l'extrémité, tantôt par l'atrophie d'une des branches ; sans doute faut-il voir dans cette forme anormale la réalisation d'une dualité primitive, telle qu'elle existe dans d'autres types. Le développement du cirre est très hâtif : chez *Nephtys* un bourgeon de $2\frac{m}{m}$, avec 10 anneaux, les premiers avec acicules, avait déjà un cirre de 1 centimètre, soit à peu près la taille du cirre de l'adulte dont la longueur de 2 centimètres paraît exceptionnelle.

Organes.

Système nerveux. — L'origine du névraxe à la région médiane de la bande germinale est *ectodermique* : ce fait est très manifeste chez les Polychètes et en général chez les Annélides dont la chaîne nerveuse est définitivement peu disjointe de l'épiderme ; mais, même chez les Lombrics, où la chaîne, destinée à être très isolée, dérive de la masse profonde, la délimitation des ébauches une fois effectuée, la partie nerveuse de cette masse apparaît comme la partie profonde d'un ectoderme épais ; d'ailleurs, dans un état plus avancé du bourgeon, chez les Oligochètes comme chez les Polychètes, on voit encore l'extrémité postérieure du névraxe se perdre dans l'épiderme (Pl. III 13). A part SEMPER (76-77) chez *Naïs*, qui ne rapportait à l'ectoderme que la partie centrale de la chaîne nerveuse, en attribuant au mésoderme la formation des parties latérales, et FRIEDLÄNDER

(95) chez les Lombrics, mais pour le cas très spécial de cicatrisation latérale, les auteurs ont reconnu l'origine ectodermique du névraxe : v. KENNEL (82) pour le bourgeonnement de *Cténodrilus*, et pour la régénération BÜLOW (83) et RANDOLPH (92) chez *Lumbriculus*, EMERY (86), chez plusieurs Polychètes, notamment *Nephthys*, MAKAROW (95) chez *Tubifex*, HEPKE (96) chez *Naïs*, v. BOCK (97) stolonisation chez *Chaetogaster*, HESCHELER régénération céphalique de Lombrics. Seulement, tandis que la plupart de ces auteurs, et je ne puis que confirmer cette règle, regardent le névraxe comme détaché en masse plus ou moins et progressivement de l'ectoderme, HESCHELER (98) chez les Lombrics, il est vrai pour la régénération céphalique, qui peut différer de la régénération caudale, ne voit qu'une émigration individuelle de cellules, soit directement de l'épiderme, soit peut-être aussi déjà à l'état de « regenerationszellen ». — D'autre part quelques observateurs admettent une participation du névraxe ancien : soit à l'exclusion de l'épiderme, FRIEDLÄNDER (95) pour la cicatrisation latérale de Lombrics, mais peut-être avec la coopération des amibocytes anciens ; soit en plus de la prolifération ectodermique, v. BOCK (97), dans la stolonisation de *Chaetogaster*, et HESCHELER (98) dans la régénération céphalique de Lombrics, décrivant la traînée, que l'on voit au début dans le bourgeon, comme un ensemble de fibres dérivées de l'ancien névraxe ; mais, malgré l'activité prolifératrice qu'il découvre dans l'ancienne chaîne, même assez loin de la section, il ne peut affirmer la présence d'anciennes cellules nerveuses elles-mêmes parmi les éléments qui viennent recouvrir les traînées. Pour moi, à la formation du nouveau névraxe ne paraît pas participer l'ancien, qui est simplement rejoint par une partie de la traînée de prolifération issue de l'ectoderme (Pl. I 1 ; II 8) cela résulte de l'allure de ces traînées par rapport à l'ancienne chaîne (p.), et au moins pour la régénération caudale, de l'absence d'une activité prolifératrice particulière de l'ancien tissu ; en même temps que je faisais connaître ces résultats, d'abord (96) d'après *Allolobophora* et *Nephthys*, puis (98) d'après les autres Annélides étudiées, HEPKE (96-97) chez *Naïs* arrivait à des conclusions semblables. J'ajoute que dans plusieurs des cas de bifurcation caudale chez *Podarke obscura*, rapportés par ANDREWS, la chaîne nerveuse nouvelle n'était pas raccordée avec l'ancienne.

Bientôt la région ectodermique, ébauche du névraxe, se différencie. Cet ectoderme devient une couche multiple et composée, les cellules

profondes prenant un caractère spécial : chez *Allolobophora* (Pl. II 9, 10) cette différenciation est déjà commencée dès l'apparition profonde du tissu ; chez *Nephtys* (Pl. VII 40), *Typosyllis*, *Phyllodoce* (Pl. VI 36), l'ectoderme, formé, vers l'extrémité du bourgeon, de cellules cylindriques, allongées, même en une seule assise, augmente plus haut son épaisseur par l'établissement de plusieurs assises, et ses cellules, à part les plus superficielles qui gardent le caractère épidermique, deviennent fusiformes ou piriformes. — D'autre part les plus médians des filaments longitudinaux de la bande germinale se développent, à la face dorsale de l'ébauche nerveuse ainsi séparée, en un cordon *fibrillaire*, dont l'épaisseur augmente progressivement (*Allolobophora* (Pl. I 6 ; II 8 ; III 13), *Aricia* (Pl. V 27), *Nerine*, *Nereis* (Pl. VII, 40). *Nephtys*, *Typosyllis*, *Phyllodoce*) (Pl. VI 36) ; la substance de ce cordon est fine, teinte en gris dans la technique indiquée, sans noyaux interposés, en faisceaux de très fins filaments sur les coupes longitudinales, avec l'aspect de « substance ponctuée » surtout sur les sections transverses ; de même l'apparition de cette substance fibrillaire a été indiquée chez *Lumbriculus* par BÜLOW (83) et chez *Naïs* par HEPKE (96). — Le cordon fibrillaire a sa racine dans le cirre unique ou dans chacun des deux cirres dont il prolonge le faisceau central : les fibrilles sont issues probablement des prolongements cellulaires épidermiques, et peut-être d'éléments allongés entremêlés dont on distingue les noyaux : c'est ce qui résulte de l'examen de coupes de cirres chez *Nephtys* (Pl. VII 40), *Typosyllis*, *Phyllodoce*, surtout *Nereis*, où la plus grande partie de chacun des deux cirres est occupée par le volumineux et délicat enchevêtrement d'innombrables fibrilles ; le cordon fibrillaire traverse le pygidium, s'entrecroisant avec les prolongements épidermiques transverses, qui par exemple chez *Nephtys* (Pl. VII 40), sont en ce point plus développés et spéciaux. Chez *Allolobophora* (Pl. III 13), au sommet du bourgeon, le cordon fibrillaire, recourbé comme la surface externe, s'aminait et disparaît : je ne puis décider si ces fibrilles extrêmes prolongent des cellules de la calotte épidermique terminale, ou si ce sont des fibrilles descendantes se terminant librement.

Sur la ligne médiane le névraxe est bientôt borné, à sa surface libre, contre la cavité cœlomique, par le cordon fibrillaire qui lui-même est nettement limité par une ligne fine, et, si des filaments transversaux viennent contre cette ligne (Pl. III 13 ; VI 40), ils

paraissent plutôt s'y rabattre que la traverser. — Mais, sur les côtés, la délimitation du névraxe ne se réalise que bien plus tard, et même à la face ventrale elle est encore plus tardive, puisque chez certaines Annélides la disjonction par rapport au névraxe ne s'effectue jamais. Chez *Allolobophora*, la délimitation latérale et ventrale s'ébauche de bonne heure par des cellules fusiformes dirigées obliquement ou tangentiellement pour circonscrire la masse nerveuse (Pl. I 6; III 13); mais sur des bourgeons assez avancés cette délimitation est encore incomplète : au delà du cordon fibrillaire (Pl. III 14) les filaments transverses plus nombreux et plus marqués traversent franchement la bandelette nerveuse pour converger dans les cloisons successives ; plus latéralement encore (Pl. III 15), c'est dans la bandelette même que les faisceaux se groupent en cloisons : cette bandelette se trouve ainsi dissociée en amas, et enfin disparaît et se trouve remplacée sans limite nette par les sacs coelomiques et leurs cloisons, qui plongent dans l'ectoderme primitif pour isoler le névraxe ; sur sa face ventrale elle-même (Pl. III, 13), le névraxe n'est séparé de l'épiderme que par un tissu lâche non limité, jusqu'à la rencontre des diverticules coelomiques de l'un et l'autre côté.

Ainsi le névraxe se sépare plus ou moins de la paroi du corps. Chez *Nephthys*, *Typosyllis*, il reste compris dans l'épaisseur de cette paroi, et même dans le bourgeon le tissu nerveux, encore peu ramassé, se perd insensiblement sur le côté. La chaîne nerveuse est plus saillante chez *Eulalia*, *Phyllodoce*, *Aricia* : tout en restant assez largement unie à l'épiderme sur la ligne médiane, elle fait surplomber ses parties latérales au-dessus des faisceaux musculaires longitudinaux, insinués entre elles et la paroi du corps ; des coupes sagittales de ces parties latérales peuvent, par la situation de cette masse nerveuse en dedans des faisceaux musculaires longitudinaux, faire naître l'illusion de la nature mésodermique des ganglions latéraux du névraxe : telle est peut-être l'origine de l'opinion adoptée par SEMPER d'après *Nais*. Enfin chez *Allolobophora*, le névraxe, né réellement dans l'ectoderme, mais déjà dès le début profond et différencié du futur épiderme dans son épaisseur, est définitivement séparé de la future paroi somatique et isolé dans la cavité du corps par l'envahissement de diverticules coelomiques intercalés (Pl. III 13). — La masse des cellules nerveuses, d'abord ventrale au cordon fibrillaire, le contourne sur les côtés ; et même, chez *Nephthys* et

Eulalia, au point que, d'après une section sagittale du névraxe qui ne serait pas médiane, on pourrait croire ce cordon complètement central.

La différenciation histologique atteint peu à peu les éléments de l'ébauche nerveuse : la plupart deviennent des *myélocytes*, pyriformes, souvent avec pointe fortement colorable, comme l'indique aussi HESCHELER (98) et se terminant par des prolongements bien manifestes pour certains, et que l'on voit en divers points se continuer par les fibrilles du cordon ; chez *Nerine*, *Nereis*, *Nephthys*, *Typosillis*, des éléments du névraxe se développent, dans le plan médian et en direction transversale, en fibres de soutien, épanouies à leurs extrémités, à forte coloration foncée avec la technique indiquée, et qui paraissent être des fibres musculaires spéciales de soutien.

L'étude du névraxe du bourgeon de régénération peut apporter quelque lumière sur ces sortes de tubes hyalins, longitudinaux, des Oligochètes et de la plupart des Polychètes, sur la nature desquels les auteurs ont émis des opinions si diverses. Pour les uns avec VEJDovsky, c'est une neurocorde de soutien, homologue de la corde des Vertébrés ; BÜLOW (83), d'après le bourgeon de *Lumbriculus*, admet ce rôle, mais non cette homologie à cause de l'origine mésodermique, sans pouvoir décider si l'ensemble de ces cordons provient des « chordazellen » de SEMPER (76-77) chez *Naïs*, pour lesquelles cet auteur avait supposé cette homologie ; cette provenance est niée par RANDOLPH (92) chez *Lumbriculus*, et HEPKE (96-97) chez *Naïs* dit que ces « chordazellen » disparaissent dans les parties anciennes. Pour d'autres (FRIEDLÄNDER, CERFONTAINE) les fibres géantes de LEYDIG chez les Lombrics sont des fibres nerveuses spéciales avec filament central ; alors que pour LANGE, EISIG, ce genre de formations résulterait de névrilèmes dégénérés. Enfin pour EMERY (86), d'après le bourgeon de *Nephthys*, ce ne sont que des canaux anastomosés, sortes de lymphatiques ; au début un transsudat écarterait les éléments en espaces d'abord irréguliers. — C'est à ce dernier résultat et à la même interprétation que m'ont amené mes observations sur le bourgeon et sur l'adulte. Sur des coupes de bourgeons d'*Allolobophora* un peu avancés, on voit naître entre les éléments nerveux des espaces intersticiels irréguliers et anastomosés ; puis ceux-ci se régularisent en canaux longitudinaux, quoiqu'encore très longtemps mal délimités ; mais on ne constate ni l'apparition

d'éléments générateurs spéciaux. ni un groupement de filaments. Chez l'adulte d'*Allolobophora*, j'ai bien constaté en certains points un filament onduleux, mais il semble plutôt accidentellement égaré dans ces espaces; d'après *Nereis*, *Nephthys* et surtout *Nerine*, il me semble difficile d'avoir une autre impression que celle de sinus à contenu uniquement liquide; c'est ce que vient corroborer l'absence de ces formations chez d'autres Polychètes (1).

On a vu précédemment (p. 81) la généralité des lacis de filaments, issus notamment des cellules épidermiques; peut-être en certains points, en plus du rôle de soutien et de fixation des éléments par leurs terminaisons) représentent-ils grâce à leurs connexions des sortes de plexus nerveux, ce qui serait conforme aux observations de quelques auteurs sur la structure de la partie profonde de l'épiderme chez divers animaux. En particulier une préparation de bourgeon de *Nereis*, surtout dans la région du pygidium, montre dans la couche profonde de l'épiderme un entrelacement de fibrilles ramifiées, les unes terminant des cellules épidermiques, les autres dérivant d'un filament qu'on suit au delà de la limite basale jusqu'à une section de fibre musculaire dont il n'est peut-être d'ailleurs que la terminaison.

Muscles. — La recherche de l'origine des éléments musculaires présente d'assez grandes difficultés, d'abord parce que, allongés, ils se suivent rarement en totalité dans une même coupe, puis à cause de la similitude d'aspect à l'origine (comme cela résulte de la comparaison d'éléments dans le cas où leur nature est certaine) des fines fibres musculaires soit avec les prolongements d'autres cellules notamment de cellules épidermiques, soit même sur les coupes avec les sections de cellules épithéliales, étendues plates et minces autour d'un corps restreint. Bien qu'il soit souvent malaisé de reconnaître si un corps cellulaire appartient sous forme de saillie latérale à un élément fibreux, ou représente seulement une cellule voisine, en certains points des préparations on aperçoit plus nettement, notamment dans les cloisons, des cellules fusiformes avec noyau, qui semblent bien être de jeunes fibres musculaires; par contre, bien plus souvent, des faisceaux fibrillaires, occupant la place des futurs faisceaux musculaires, ne montrent pas de noyaux

(1) Je me propose d'ailleurs de revenir sur cette question dans un travail ultérieur.

et les fibrilles semblent être les prolongements de cellules voisines; tels les filaments se réunissant en un faisceau longitudinal intermédiaire, sorte de disposition pennée, de part et d'autre du plan médian dans la bande germinale primitive (Pl. VI 38) (page 82); les fibres musculaires pourraient-elles, au moins à l'origine, être simplement les prolongements d'éléments situés en dehors des faisceaux? On sait d'ailleurs que, par exemple chez les *Lombrics* adultes, on ne s'entend pas sur l'existence du noyau dans les fibres musculaires (absent pour ROHDE) et sur la valeur de la fibre musculaire, véritable cellule pour UDE, APATHY, HESSE, simple prolongement cellulaire pour VEJDOVSKY et CERFONTAINE. D'autre part les rapports des faisceaux musculaires sont complexes: certaines fibres passent d'un système dans un autre, surtout pour les cloisons (voir plus loin). On peut aussi en certains points suivre les extrémités d'éléments fibreux jusqu'au milieu des cellules de l'épiderme, ou même jusqu'à la cuticule, sans doute dans un but d'attache et d'appui; mais le plus souvent il est difficile de suivre complètement les prolongements et de distinguer entre eux les prolongements centrifuges musculaires ou centripètes épidermiques (Pl. III 14, 15; IV 18; V 31, 32; VI 37; VII 42).

Vu ces difficultés d'observation, on s'explique facilement que les opinions des auteurs soient si divergentes sur le lieu de formation des divers systèmes musculaires. N'ayant pas observé de participation des amibocytes à la formation du bourgeon, je ne saurais accepter, au moins pour ce bourgeon, leur transformation, en éléments fusiformes, futures fibres musculaires, soutenue par FRIEDLÄNDER (95) pour la cicatrisation de plaies latérales chez les *Lombrics*. Divers auteurs concluent à une origine exclusivement « mésodermique » des faisceaux musculaires: cette notion est précise de la part de MALAQUIN (93) (régénération de *Eusyllis*, *Syllis*; stolonisation de *Myrianide*, *Autolytus*) qui fixe l'origine de tous les muscles somatiques dans la somatopleure; mais par la simple désignation de « mésoderme » le lieu d'origine est interprété d'une façon plus confuse par RANDOLPH (92) (*Lumbriculus*); cependant son opinion se rattache à la précédente en ce sens que, pour cet auteur, les grandes cellules « neoblasts » d'où proviendraient les faisceaux musculaires longitudinaux ventraux, et les petites (assimilées au mésoderme primaire), qui donneraient les autres faisceaux, seraient toutes dérivées de l'épithélium péritonéal ancien; pour BÜLOW (83) (*Lumbriculus*) cette attribution au « mésoderme » des ébauches

musculaires est encore plus vague, puisque lui-même, dans la description d'une figure, d'ailleurs assez insuffisante à ce point de vue, signale à propos de muscles latéraux une pénétration en profondeur de cellules ectodermiques. HEPKE (96-97) (*Naïs*), tout en reconnaissant encore aux muscles longitudinaux une origine mésodermique, voit l'origine des muscles circulaires dans des cellules émigrées de l'ectoderme; c'est en partie un retour à l'opinion de SEMPER (76-77) (accroissement normal caudal de *Naïs* et *Chætogaster*), qui considérait comme probable l'origine ectodermique des lames musculaires, même celle de l'intestin. -- Mes conclusions, déjà énoncées précédemment (96) pour *Allolobophora* et *Nephtys*, étendues depuis à d'autres Polychètes, notamment *Phyllodoce*, se rapprochent assez des dernières opinions indiquées, et même jusqu'à un certain point de certaines des précédentes, qui en partie ne diffèrent que par un malentendu dans leur expression. Je dois rejeter toute conclusion qui exclurait la participation de l'ectoderme à la formation des muscles somatiques, notamment admettrait une origine uniquement somatopleurale, même pour un système particulier de muscles: car les fibres musculaires, surtout transverses, sont en connexion avec les cellules épidermiques, et d'autre part les faisceaux musculaires dorsaux, même longitudinaux, bien distincts à l'origine des faisceaux ventraux, sont formés avant que cette paroi ne soit atteinte par les sacs cœlomiques (Pl. iv 17). Pour devenir des éléments musculaires, les éléments ectodermiques s'enfoncent, mais ne sont nettement limités au début ni par rapport à l'épiderme, ni par rapport aux tissus profonds, et seront dits mésodermiques ou non, suivant le sens plus ou moins indéterminé qu'on donnera à ce terme. Les muscles circulaires, étant voisins de l'épiderme, leur dérivation ectodermique est plus manifeste; quant aux muscles longitudinaux, plus profonds lorsque les muscles transverses les atteignent par leur extension circulaire, on comprend qu'on ait été tenté davantage de les rattacher aux tissus profonds auxquels ils confinent: pour les faisceaux dorsaux ce ne serait en tout cas qu'au mésenchyme, tandis que les faisceaux ventraux font partie de la bande germinale; dans cette bande ils jouent un rôle plus important dans la morphogénie du bourgeon, contribuant à en délimiter la partie cœlomique et la partie ectodermique (épidermique ou nerveuse); ils apparaissent même, d'après l'aspect penné de cette partie de la bande germinale Pl. vi 38; II 9, 10), comme se reliant à ces deux ébauches; dans ce cas

l'appellation d'ébauche mésodermique se trouverait mieux justifiée : mais la bande germinale elle-même est issue de l'ectoderme, et ces ont précisément les rudiments de ces faisceaux longitudinaux qui en suite en séparent une partie en masse cœlomique ou mésoderme vrai. Les muscles des cloisons sont aussi en connexion avec l'ectoderme (Pl. III 15 ; V 32 ; VI 37 ; VII 42), et d'ailleurs, ainsi qu'on le verra plus loin, se rattachent aux muscles transverses. Quant aux muscles de l'intestin, circulaires sous l'entoderme, puis longitudinaux, je suis porté à croire qu'ils dérivent, au moins en partie, de l'entoderme lui-même, malgré la délimitation rapide de cette couche, car on voit des prolongements de ses cellules traverser cette limite, mais sans doute aussi la poussée ectodermique, parvenue par les cloisons jusqu'à la paroi intestinale, peut contribuer à former ses couches, musculaires. En résumé, à mon avis, les ébauches des muscles, transverses et longitudinaux, dérivent, comme les autres organes, de l'ectoderme, et probablement aussi de l'entoderme, pour former des sortes de *lames musculaires*, somatique et intestinale, lames intermédiaires, plus ou moins longtemps mal délimitées comme pour toutes les ébauches, mais qui ne sont pas moins spéciales que le mésoderme, auquel il n'y a pas lieu de les rattacher, sous prétexte qu'elles sont comme lui internes par leur dérivation à la face profonde de l'ectoderme.

Les muscles transverses débutent par des faisceaux latéraux et intersegmentaires (*Allolobophora* ; *Nephthys*, *Typosyllis*, *Eulalia*, *Phyllodoce*) ; les muscles longitudinaux forment des faisceaux qui, pour chacun dans la longueur, me paraissent continus (*Allolobophora* ; *Nephthys*, *Phyllodoce*), et non pas par segments, destinés à se réunir ultérieurement, comme l'indique EMERY (86) pour *Nephthys*. A la face ventrale, région de prolifération, la différenciation et la limitation sont moins avancées que dans les autres régions, par exemple les faisceaux longitudinaux somatiques ventraux, par rapport aux faisceaux longitudinaux soit somatiques dorsaux, soit intestinaux ; les faisceaux longitudinaux eux-mêmes descendent ordinairement moins bas vers l'extrémité du bourgeon que les faisceaux transverses : ceux-ci peuvent se relier en une couche continue de la paroi somatique à la paroi intestinale (Pl. III 13), là où les faisceaux longitudinaux, se perdant auparavant, ne se rejoignent pas d'une paroi à l'autre (*Allolobophora*).

Dans toutes les Annélides étudiées au point de vue actuel (*Allolobophora* ; *Aricia*, *Nerine*, *Nephthys*, *Typosyllis*, *Eulalia*,

Phyllodoce) les couches musculaires *longitudinales* de la paroi du corps, quelle que soit leur extension ultérieure, débutent sous forme de deux bandes de chaque côté, *ventro-latérales* et *dorso-latérales*, avec interruptions, ventrale correspondant notamment au névraxe, dorsale, latérales représentées par les champs latéraux : de chaque côté le faisceau ventro-latéral apparaît dans la bande germinale comme axe d'une formation pennée (Pl. vi 38), due aux fibrilles qui, des éléments voisins vers le centre ou vers la périphérie, viennent s'y réunir ; les faisceaux dorso-latéraux apparaissent distincts et ne résultent pas de l'extension des faisceaux ventro-latéraux. Les faisceaux ventro-latéraux, plus avancés que les autres faisceaux longitudinaux, se retrouvent jusque vers le sommet du bourgeon : chez *Allolobophora* (Pl. iii 15), on les voit s'infléchir au sommet, parallèlement au contour du bourgeon, et se perdre dans la masse profonde, encore peu ou pas segmentée, en fibres, appartenant aux cloisons dès qu'elles commencent à se dégager. Assez souvent à l'extrémité du bourgeon et de chaque côté, s'observe une boucle, formée par les fibres longitudinales, quittant la paroi dont elles faisaient partie pour rejoindre l'autre et la suivre encore vers le sommet, mais en le contournant en sens inverse par suite de cette inflexion ; elle peut exister à la partie ventrale ou à la partie dorsale du bourgeon, et de la paroi somatique à la paroi intestinale, ou au contraire de la seconde à la première ; la boucle est due à la rencontre de la paroi opposée par le faisceau qui s'est incurvé avant d'atteindre le sommet : par exemple (Pl. vi 36) les fibres longitudinales somatiques qui se recourbaient dans le sphincter pygidial, épais sur les côtés, rencontrant aux régions médianes le tube digestif, et d'autre part trouvant plus d'espace par un développement ici encore faible du sphincter, se réfléchissent vers le bas et vers l'extérieur ; bien que la disposition en boucle ne paraisse pas constante, dans certains cas elle affecte une régularité, notamment de part et d'autre du plan médian, qui empêche de la regarder comme absolument accidentelle.

Les faisceaux musculaires *transverses*, d'abord *latéraux*, en direction transverso-sagittale, et *intersegmentaires*, c'est-à-dire situés seulement sur les côtés du corps, étendus entre les faces ventrale et dorsale et séparés par les masses latérales successives (v 32 ; vii 42), peuvent plus tard envahir plus ou moins, d'une part vers les lignes médianes ventrale et dorsale jusqu'à devenir circulaires, surtout en passant entre l'épiderme et les faisceaux longitu-

dinaux, et d'autre part dans la longueur lorsque, par l'accroissement de l'ensemble les masses latérales se trouvent moins volumineuses; ainsi les faisceaux transverses, primitivement latéraux et intersegmentaires, se transforment en une couche de muscles circulaires, plus ou moins importante et continue. Chez *Typosyllis* l'extension en faisceaux circulaires ne se produit guère et les couches musculaires restent au stade primitif de faisceaux latéraux. *Nephtys* montre, même à l'état adulte, des faisceaux n'arrivant pas à se rejoindre dorsalement et encore plus éloignés à la face ventrale; dans les régions latérales (Pl. VII 45, 46), les sections des faisceaux transverso-sagittaux intersegmentaires se trouvent le long des saillies découpées dans l'épiderme par les évaginations du tissu profond, mais seulement au sommet de ces saillies dans la région où les corps sétigères sont pleinement atteints par la coupe; plus tard, la couche circulaire devient continue dans la longueur, quoiqu'encore plus développée aux niveaux intersegmentaires. *Phyllodoce* offre un exemple d'extension sur tout le pourtour, mais avec développement encore faible à la face dorsale. Enfin chez *Allolobophora* la couche circulaire devient, et même hâtivement, complète; de bonne heure, on voit sur la ligne médiane (Pl. III 13; IV 17), déjà réparties uniformément en longueur, les sections des fibres circulaires non seulement à la limite de l'entoderme, mais aussi, quoique plus petites, à la limite de l'ectoderme, c'est-à-dire, pour la partie ventrale à la face profonde du névraxe; sur les côtés ces faisceaux, d'abord séparés par les masses latérales, ne tardent pas à être réparties elles-mêmes. — Le *sphincter pygidial*, plus ou moins important (Pl. VI 39; VII 40-45; VI 35; V 30; III) se rattache aux faisceaux musculaires transverses: il résulte du développement précoce et avancé, dans la partie terminale du bourgeon, de faisceaux transverso-sagittaux plus ou moins repliés circulairement.

Un ensemble de faisceaux sous-neuraux rattachés aux précédents, se constitue dans l'épaisseur de l'ectoderme entre le futur épiderme et le névraxe chez les animaux où ce névraxe est plus séparé de la paroi du corps. Cette séparation étant complète chez les Lombrics, on distingue chez *Allolobophora* (Pl. III 13), déjà près du sommet du bourgeon, au milieu de l'ectoderme épais de la bande germinale, une couche longtemps mal délimitée d'éléments fusiformes dirigés longitudinalement ou transversalement ou de traits irrégulièrement dirigés et contournés qui ne sont que les sections plus ou moins

obliques de prolongements de ces éléments ; peu à peu se forment ainsi des fibres musculaires ; les faisceaux longitudinaux présentent parfois le long des cloisons des diverticules coelomiques (qui viennent augmenter encore la séparation), des branches anastomotiques avec les faisceaux sous-ectodermiques ventraux, et ces deux systèmes se confondent vers l'extrémité du bourgeon ; les faisceaux transverses se relient aussi sur les côtés aux premiers faisceaux transverses, et même plus tard la partie de ces derniers qui passe à la face dorsale du névraxe prenant peu d'importance, ce sont ces faisceaux immédiatement sous-épidermiques qui viendront compléter la couche de muscles circulaires. Chez *Lumbriculus* on voit de même des fibres musculaires s'insinuer entre l'épiderme et le névraxe. *Phyllodoce*, *Eulalia* montrent aussi, mais par un développement tardif et très peu accentué, de petits faisceaux transverses, situés au milieu des segments, cependant reliés aux faisceaux transverses principaux intersegmentaires, passant, non seulement sous les parties latérales en surplomb de la chaîne nerveuse avec les faisceaux longitudinaux ventraux, mais même au delà dans la région médiane d'adhérence de cette chaîne à l'épiderme.

Les muscles des *cloisons* se montrent dérivés des faisceaux transverso-latéraux : chez *Typosyllis* les cloisons sont peu développées, la séparation entre les cavités des segments étant due bien plutôt aux étranglements intersegmentaires de toute la paroi qu'à l'extension faible des faisceaux transverso-sagittaux vers le plan médian ; *Eulalia* a également des cloisons peu accentuées ; les faisceaux latéraux de *Nephtys*, dans des bourgeons où les corps sétigères sont cependant très avancés, sont plus étendus, mais sans atteindre encore le tube digestif (Pl. VII 44, 45), et par suite n'existent pas aux régions médianes ventrale et dorsale (Pl. VII 40). Enfin, chez *Allolobophora*, les cloisons sont complètes, mais dans le bourgeon elles sont encore minces dans le plan médian (Pl. III 13) ; mais, ici surtout, aux faisceaux sagittaux viennent s'enjoindre d'autres : dans les cloisons du bourgeon développé, les faisceaux transverses, comme dans la paroi, en s'étendant deviennent circulaires, et des fibres longitudinales surtout intestinales s'incurvant forment des faisceaux radiaires. — Dérivant des faisceaux transverses sagittaux, les cloisons sont au début en continuité avec l'épiderme sur les bords des champs latéraux (Pl. III 14, 15 ; IV 18, 19 ; V 32 ; VII, 42) : des prolongements épidermiques y pénètrent, et des terminaisons des cellules fusiformes

qui les composent se perdent dans l'épiderme, tandis que, sur la ligne médiane, les prolongements épidermiques, lorsqu'ils existent, ne paraissent pas dépasser la limite de la face dorsale du névraxe. — Le système musculaire des cloisons, déjà en continuité par son origine avec les faisceaux transverses somatiques, est aussi en rapport avec les autres systèmes amusculaires : les coupes tangentielles soit à la paroi somatique, soit à la paroi intestinale, montrent des faisceaux transverses ou circulaires de la paroi du corps ou de l'intestin se prolonger dans les cloisons et former transitions entre les faisceaux transverses ou circulaires propres de la paroi du corps ou de l'intestin et les faisceaux respectifs des cloisons ; les coupes montrent souvent des inflexions dans les cloisons de fibres longitudinales soit somatiques soit intestinales. Il ne faut pas oublier non plus qu'au sommet du bourgeon d'*Allolobophora* (Pl. III, 11) les faisceaux longitudinaux, s'incurvant parallèlement au contour même, s'épanouissent en faisceaux transversaux dans la masse profonde en voie de segmentation, et dans un bourgeon de *Nephthys* j'ai vu de même les faisceaux longitudinaux de l'intestin s'incurver vers la paroi du corps dans le plan supérieur du sphincter pygidial. Là où les sacs coelomiques sont indépendants des parois, par exemple chez *Allolobophora* le long du sinus ventral (Pl. II 15), on voit aussi des faisceaux longitudinaux passer par une inflexion d'un côté à l'autre, ou s'incurver transversalement dans une cloison, des faisceaux transversaux passer d'une cloison dans une autre voisine en contournant le sac coelomique ; c'est probablement une semblable incurvation devant le tube digestif d'une future fibre musculaire qu'on voit dans une coupe frontale de *Nephthys* (Pl. VII 43).

Quant aux muscles *sétigères*, c'est surtout chez *Nephthys* que j'en ai étudié l'origine : des coupes frontales de bourgeons, menées au-dessous du tube digestif et intéressant les corps sétigères (Pl. VII 46), présentent une disposition frappante, en bouquets de cellules piriformes, dont les prolongements vont se rattacher en dehors aux angles de l'épiderme, en avant et en arrière de chaque parapode, c'est-à-dire là où étaient les faisceaux transverso-sagittaux dans des plans frontaux situés moins ventralement, et qui en dedans sont épanouis et incurvés, de chaque côté en sens inverse, respectivement autour du bulbe sétigère voisin ; si on suit ces formations vers la base du bourgeon, on les voit, tout en devenant plus grêles, se transformer en fibres musculaires sétigères, insérées d'une part à la base de

chaque acicule, d'autre part au fond des étranglements interparapodaires de la surface; ces bouquets sont donc les ébauches des muscles sétigères, et les muscles de chaque acicule proviennent de deux moitiés des bouquets voisins; d'après sa situation, chaque bouquet, malgré la déviation de la direction, paraît se rattacher aux faisceaux transverses ou latéraux, interségementaires, conformément d'ailleurs à l'opinion d'EMERY (86). Chez *Allolobophora* les muscles sétigères n'apparaissent que très tardivement.

Sur l'origine des faisceaux musculaires *obliques*, étendus des parties latérales, notamment des parapodes, à la ligne médiane de la paroi ventrale, quelques indications sont aussi fournies par les mêmes coupes de bourgeons de *Nephtys*: plus ventralement, les bouquets de cellules pyriformes disparaissent, mais les faisceaux fibreux persistent, et, émanés des bords antérieur et postérieur de chaque parapode, viennent s'épanouir tout le long de la ligne à la face dorsale du névraxe: ces muscles *obliques*, rétracteurs des parapodes, paraissent donc être une continuation des muscles sétigères non reployés, et, par suite, bien que déviés le long de la paroi ventrale et même passant en profondeur des muscles longitudinaux, se rattacher encore aux muscles latéraux. Chez *Allolobophora*, vu l'absence de parapodes, les fibres obliques sont surtout limitées aux cloisons.

Les couches musculaires longitudinales et circulaires de l'*intestin*, ordinairement peu développées dans les parties achevées, sont souvent minces dans le bourgeon au point de n'être représentées que par l'épaisseur d'une fibre fine.

Vaisseaux. — L'origine des *vaisseaux* est un problème d'une grande difficulté. Aussi n'a-t-il été abordé que par quelques-uns des auteurs qui se sont occupés du développement du bourgeon de régénération: EMERY (86) d'après *Nephtys* avait conclu à la régularisation des lacunes du tissu périentérique et intersegmentaire; cependant RANDOLPH (92) chez *Lumbriculus* et MALAQUIN (93) chez *Syllis* assignent aux vaisseaux une provenance somatopleurale; MAKAROW (95) chez *Tubifex* revient à une opinion analogue à la première en admettant leur formation par la division d'un sinus périentérique, mais sans indiquer explicitement l'origine mésenchymateuse de ce sinus.

Mes observations viennent confirmer l'origine des vaisseaux

par la régularisation des *lacunes* du *mésenchyme*, relégué par l'envahissement des sacs cœlomiques. — Chez *Allolobophora* cette origine est manifeste : le mésenchyme avec ses lacunes irrégulières et de tailles diverses est d'abord très abondant (Pl. I 6, 7 ; II 9) ; puis progressivement par suite de son refoulement et de sa compression, ses lacunes, réduites dans un sens se fusionnent et s'allongent dans un autre, et enfin, régularisées et limitées (Pl. II 11, 12 ; III 13 ; IV 16), deviennent des vaisseaux. Seulement il est difficile de dire d'où vient cette limite : à aucun moment il n'existe de revêtement net, mais en certains points on voit le long de cette limite des corps cellulaires en légère saillie, qui proviennent sans doute de cellules mésenchymateuses voisines, aplaties, et allongées en même temps que la lacune à laquelle elles confinaient et qu'elles vont border. — Chez *Cirratulus* (Pl. VI 33), on peut aussi facilement reconnaître les ébauches de vaisseaux latéraux dans les lacunes plus ou moins complètement circonscrites entre les sacs cœlomiques successifs. — Mais chez la plupart des Polychètes, où il est vrai, le mésenchyme et ses lacunes sont réduits, il est difficile de se rendre compte de l'origine des ébauches vasculaires : elles sont en effet rapidement délimitées en sinus (Pl. V 29, 30, 31, 32 ; VII 41, 42) réguliers, à contour net, dans lequel on arrive par place à distinguer des éléments, et à contenu, se montrant, après le traitement indiqué pour la fixation et la coloration, très granuleux et d'un gris intense.

Le mésenchyme lacuneux bien développé est refoulé surtout autour de l'intestin (Pl. II 9 ; III 13 ; VI 33) ; de même, lorsque le mésenchyme est réduit, il y a au début une lacune périentérique (Pl. V 27, 29, 30, 31, 32 ; VII 40) qui paraît le représenter en grande partie. Cette gaine plus ou moins lacunaire est ensuite divisée par l'envahissement mésodermique, en deux sinus longitudinaux médians, l'un ventral, l'autre dorsal, et en une suite d'anneaux métamériques les unissant (*Allolobophora* (Pl. II 11 ; III 13, 14, 15 ; IV 16) ; *Aricia* (Pl. V 30, 31, 32), *Nerine*, *Nephthys* (Pl. VII 40, 41, 42), *Typosyllis*). — Chez *Allolobophora*, le processus de développement du système vasculaire est assez explicite. Dans le refoulement du mésenchyme lacuneux par les sacs cœlomiques, la partie comprise entre l'intestin et ces deux séries de sacs, là où cesse leur contact médian, devient le vaisseau *ventral*, bordé par les filaments venant des cloisons qui se recourbent autour du sac ou se réfléchissent longitudinalement (Pl. II 11) et la partie ; enclavée entre les sacs

cœlomiques successifs se localise en un vaisseau *transverse* compris dans l'épaisseur de la cloison, mais en saillie à la face antérieure (Pl. III 14, 15). D'un côté ce vaisseau transverse se relie au vaisseau ventral. Quant à son autre extrémité, elle se perd d'abord dans les lacunes du mésenchyme : au sommet du bourgeon, encore en biseau et réduit à la bande germinale avec ses sacs cœlomiques encore étroits, les lacunes mésenchymateuses latérales, s'étendant parallèlement aux bords, établissent les ébauches de deux vaisseaux *marginaux* (Pl. IV 16); puis progressivement, pendant que le bourgeon s'accroît en un tube complet, les sacs cœlomiques s'étendent, les vaisseaux transverses s'allongent en vaisseaux *annulaires*, et les vaisseaux marginaux se rapprochent en un vaisseau dorsal double, qui enfin par fusion devient le vaisseau *dorsal* médian. Sur le bourgeon entier par transparence, j'ai observé cette dualité primitive du vaisseau dorsal, à l'inverse du vaisseau ventral unique, outre *Allolobophora foetida* (Fig. 4, p. 92), chez *Lumbricus herculeus* et *Nereis pelagica*. — En résumé on peut caractériser l'*origine* et la *forme* progressive du système *vasculaire* en disant qu'il représente les *lacunes régularisées* du mésenchyme intercœlomique.

Les deux vaisseaux longitudinaux, ventral et dorsal, et les vaisseaux annulaires segmentaires constituent le système vasculaire primitif, tel qu'on le trouve réalisé à l'état définitif chez les types annelés inférieurs; mais ultérieurement peuvent apparaître d'autres vaisseaux. — Chez *Nephtys* dans des bourgeons encore jeunes on peut découvrir, par des coupes sagittales, des branches issues de chaque côté du vaisseau annulaire pour venir se perdre vers la face ventrale : ce sont évidemment les branches transverses des futurs vaisseaux latéraux du névraxe, spéciaux à ce type. — Chez *Typosyllis* les vaisseaux annulaires, de très bonne heure, s'allongent déjà en anses qui pénètrent dans les parapodes. — Par contre, aux stades observés, il n'y a encore de traces, ni du système sous-nervien chez *Allolobophora*, ni du réseau intestinal chez les diverses Annélides étudiées.

Péritoine et ses dérivés. — La paroi des sacs cœlomiques, plus ou moins distincts suivant leur origine (voir p. 86) et les fusions partielles ultérieures, se régularise en un épithélium péritonéal; mais pendant longtemps la différenciation n'est pas poussée plus

loin. Sur les bourgeons les plus avancés que j'aie étudiés dans les diverses espèces objets de mes observations, je n'ai pas vu d'indication d'une différenciation du péritoine périintestinal ou périvasculaire en cellules hépatiques ; les éléocytes libres qu'on trouve dans les cavités coelomiques (Pl. III 13, 15 ; IV 16) viennent bien entendu du corps ancien. On ne voit pas non plus d'indices de formation de glandes génitales dans la partie postérieure régénérée des Polychètes ; on n'a même pas, que je sache, prouvé la possibilité de réapparition de ces glandes par la régénération.

Néphridies. — Le problème de l'origine des Néphridies, si discutée en Embryogénie, n'a guère été abordée par les auteurs qui se sont occupés de la Régénération : la plupart passent la question sous silence ; quelques-uns (BÜLOW (83) chez *Lumbriculus*, MALAQUIN (93) chez des *Syllidiens*, HEPKE (96-97) chez *Nais*) se bornent à peu près à indiquer cette origine comme mésodermique. — J'ai étudié cette formation (98) sur le bourgeon d'*Allolobophora*.

Les néphridies jeunes sont facilement reconnaissables à leurs cellules transversales disposées en série, petites sur le cordon, plus grandes au pavillon ; on suit ces organes distincts les uns des autres jusque vers le sommet du bourgeon. Là on les voit apparaître (Pl. IV 18) aux champs latéraux dans le mésoderme en voie de clivage, sous forme d'une grande cellule dans le voisinage immédiat de la section d'une lacune se régularisant en vaisseau annulaire ; dès que le clivage se produit, la grande cellule se trouve dans l'épithélium coelomique à la face antérieure de la cloison, à son bord le plus proche de la surface ; son corps s'allonge vers l'extérieur en une sorte de queue fibrillaire. Dans l'ébauche suivante, sur la même coupe, la grande cellule est encore reconnaissable avec les mêmes caractères et la même situation ; mais elle a produit une file de cellules contre son bord externe : la partie antérieure ou interne de cette file cellulaire est l'origine du pavillon sous forme d'un empilement, à la face antérieure de la cloison, de cellules assez grandes plates, convergentes vers l'extérieur par leurs prolongements fibrillaires (Pl. IV 18, 19, 20, 21), en sorte que l'ébauche du pavillon est placée entre ce faisceau

de filaments et un autre appartenant à la cloison (1) (Pl. iv 18, 19); la partie postérieure ou externe de la file de cellules donne le *cordon* à petites cellules (Pl. iv 18, 19), ultérieurement transversales, triangulaires de contour, en alternance d'un bord à l'autre (Pl. iv 20, 21). Les coupes de certaines ébauches néphridiales peuvent présenter un aspect qui pourrait faire croire à une origine double, différente pour le pavillon et pour le cordon: les cellules y sont en effet diversement orientées sur ces deux parties; mais je ne les ai jamais vues séparées, et, en changeant le point, on peut s'assurer qu'il n'y a là qu'une simple apparence. Il faut cependant en rapprocher un fait positif, mais qui peut s'interpréter différemment: à la base d'un bourgeon, sur la dernière des cloisons anciennes, on voit une néphridie de nouvelle formation; le cordon, après avoir formé l'anse ordinaire, se termine par une extrémité libre le long de la paroi du corps, mais sans y pénétrer; par contre au segment suivant, le premier complètement nouveau, on voit dans la partie profonde de la paroi, encore peu distinct de l'épiderme, près d'un bulbe sétigère, c'est-à-dire dans la situation d'une extrémité de néphridie, un cordon cellulaire bien délimité qui s'enfonce en profondeur, puis disparaît bientôt; ce ne sont cependant pas là les deux parties non rejointes d'une même néphridie, car elles appartiennent à deux segments différents et entre les deux se trouve une cloison, d'ailleurs sans trace d'organe de ce genre; les conditions anormales à la base du bourgeon expliquant suffisamment un développement incomplet de deux néphridies, il ne me semble pas permis de considérer ce fait comme une preuve d'origine double pour chaque néphridie. D'ailleurs ce fait et la disposition apparente de certaines ébauches indiquées précédemment, conduiraient encore à des conclusions contradictoires: la plus grande partie du cordon se rattacherait à l'une ou à l'autre des ébauches suivant le cas. En résumé, l'ébauche des néphridies me paraît *unique* et *somatopleurale*. — Le cordon s'insinue vers la surface entre les sacs coelomiques voisins, d'abord seulement appuyé contre le sac postérieur plus jeune et moins étendu vers l'extérieur (Pl. iv 19, 20), pour aller se perdre dans

(1) Dans deux notes antérieures (98), alors que je n'avais pas saisi le tout premier état de la néphridie, cet aspect m'avait fait croire à une formation de la néphridie dans l'épaisseur de la cloison, et par suite à une origine, non somatopleurale, mais à l'aide de groupes cellulaires appartenant à la lame intermédiaire. Mais le reste de ma description est maintenu.

les amas de la lame intermédiaire, incomplètement délimités entre des prolongements épidermiques et des fibres musculaires à l'état naissant (Pl. iv 19, 20, 23); d'abord rectiligne (Pl. iv 19, 20, 23), ce cordon par suite de son allongement, s'incurve et bientôt s'enfonce dans le contour cœlomique du segment immédiatement postérieur auquel il confine; enfin il se replie en S (Pl. iv 21): la première anse est étendue en arrière et latéralement, revêtue de l'épithélium péritonéal d'abord lâche, la dernière branche (Pl. iv 23, 24) dirigée en arrière pénètre dans la paroi du corps, s'engageant entre le sac sétigère ventral et la future couche musculaire transverse, enfin se perd parmi les cellules plus ou moins groupées de cette couche. Sur la néphridie assez avancée apparaît le canal néphridien par un creusement qui semble bien intra-cellulaire (Pl. iv 22. — Quant à la partie terminale de la néphridie et à son ouverture à la surface, j'ignore quelle en est l'origine: elle est en effet très tardive, et on n'en voit pas de trace dans des bourgeons avancés à nombreux segments.

Chez les Polychètes, la formation même des néphridies est extrêmement tardive: comme EMERY (86) chez *Nephthys*, je n'ai pu en découvrir d'ébauche chez *Nephthys*, *Nerine*, *Aricia*, sur des bourgeons cependant avancés, avec acicule et soies bien formés.

Corps sétigères. — Un corps sétigère se compose d'un *bulbe*, amas de cellules, au milieu duquel se forment les *soies* à l'aide de certaines d'entre elles, et d'un *sac*, enveloppe constituant notamment les muscles sétigères.

A part SEMPER (76-77) (bourgeonnement de *Naïs*), qui faisait dériver du mésoderme l'ensemble du corps sétigère, les auteurs qui se sont prononcés sur ce point, d'après des observations d'ailleurs assez sommaires, ne reconnaissent qu'au sac cette origine mésodermique et assignent au bulbe une origine ectodermique: BÜLOW (83) (régénération de *Lumbriculus*), EMERY (86) (régénération de *Nephthys*, *Lumbriconereis*, *Asteropa*), MALAQUIN (93) (stolonisation de *Myrianida* et *Autolytus*), HEPKE (96-97) (régénération de *Naïs*); quant à v. BOCK (stolonisation de *Chaetogaster*) sa conclusion à l'origine ectodermique des corps sétigères est vague, car il ne distingue pas le sac et le bulbe. — J'ai fait de cette question une étude plus approfondie surtout d'après *Nephthys* et *Allolobophora*.

L'époque d'origine des corps sétigères est très variable suivant l'importance future de ces organes. Ainsi chez *Nephthys* ces corps sétigères sont très précoces, et la saillie des parapodes est à peine indiquée que déjà les champs latéraux sont occupés par ces formations volumineuses (Pl. VII 45, 46); par contre chez *Aricia* la formation est très tardive puisque sur des bourgeons déjà avancés je n'en ai pas trouvé de traces. Chez *Allolobophora* les bulbes sétigères ne sont pas reconnaissables aussi près de l'extrémité du bourgeon que les Néphridies, et les bulbes dorsaux sont eux-mêmes moins avancés que les bulbes ventraux.

Chez *Nephthys* (Pl. VII 45, 46), dans la région des champs latéraux, l'ectoderme est devenu épais, et cet ectoderme se montre, ainsi que la masse profonde, en active prolifération dans l'étendue des métamères; tandis que les niveaux intermétamériques sont marqués par des cellules épidermiques allongées, étroites et comme fibreuses, et par les sections de faisceaux musculaires transversosagittaux qui leur correspondent et semblent même les prolonger, au contraire les intervalles sont occupés surtout par des amas de cellules de l'ectoderme et de la masse profonde, arrondies, avec indices d'état actif. Dans cette région, toutes les coupes frontales montrent, comme résultat de cette prolifération, des évaginations centrifuges de la masse profonde au niveau des métamères, refoulant la limite ectodermique en une ligne de plus en plus brisée, et au point, pour les segments de base beaucoup plus avancés, d'atteindre presque la surface. Sur les coupes qui rencontrent un acicule, on peut distinguer, dans le corps sétigère auquel il appartient, au centre le bulbe formateur et autour le sac. Or, en suivant avec attention la série des coupes, jusqu'à celle qui passe par les axes de ces organes, on voit, en se rapprochant du sommet du bourgeon: d'une part les bulbes devenir de plus en plus courts et étroits, et enfin, bornés en dedans seulement par des inflexions de la limite, rentrer dans l'ectoderme; d'autre part, les sacs s'éloigner de plus en plus des bulbes et finalement, bornés en dehors par des inflexions inverses de la limite, rentrer dans la masse profonde. S'il est facile de constater le refoulement de l'ectoderme par la masse profonde, l'observation des rapports du bulbe est bien plus délicate: il faut parfois une grande attention pour ne pas faire de confusion entre les éléments du bulbe et du sac, malgré leurs rapports différents avec les faisceaux musculaires, contenus dans

la masse profonde, mais non dans le bulbe ; de plus les bulbes sont très étroits surtout vers le sommet, et la connexion ectodermique d'un de ces organes ne correspond souvent qu'à une seule coupe ; enfin, sur la même coupe, l'obliquité de son plan sur celui d'une même série sétigère, rendrait difficile l'examen suivi des états successifs. Quoi qu'il en soit, il résulte de l'observation décrite que le corps sétigère se développe, par suite d'accroissement de directions inverses, en un triple emboîtement du bulbe ectodermique vers l'intérieur dans le sac qui l'encapuchonne, et du sac lui-même né de la masse profonde dans l'épiderme où il pénètre de plus en plus par son bord vers la surface. — Chez *Allolobophora* (Pl. IV 23, 24), les bulbes les plus jeunes qu'on puisse reconnaître, apparaissent comme de petites masses bien distinctes par la taille relativement grande de leurs cellules, par la faible colorabilité de leur protoplasme (ne gardant, avec le carmin, l'alcool chlorhydrique et l'hématoxyline virée, que la teinte grise de cette dernière coloration), et enfin avec leurs soies distinguables de très bonne heure grâce à leur réfringence. Ces bulbes font alors partie d'amas plus ou moins nets formés par les éléments d'une couche profonde indistincte de l'épiderme, au milieu des prolongements des cellules épidermiques et des fibres musculaires transverses naissantes ; lorsqu'on suit cette couche vers le sommet du bourgeon, on la voit se réduire à des amas de cellules, nées de l'ectoderme, et situées entre les prolongements profonds de ses éléments. Les bulbes plus anciens, à éléments plus nombreux, avec leurs soies plus visibles, s'enfoncent d'avantage, et, dépassant les faisceaux musculaires longitudinaux, étendus maintenant latéralement jusqu'à eux, ils refoulent le revêtement péritonéal ; celui-ci arrive à les entourer pour contribuer à la formation de leurs sacs. — En résumé, les *bulbes* sétigères proviennent de l'*ectoderme*, soit (*Nephtys*) directement, soit (*Allolobophora*) moins indirectement que les autres ébauches, notamment que les *sacs*, dont une partie au moins, le revêtement superficiel, est d'origine *mésodermique*.

Chez *Nephtys* et *Allolobophora*, les bulbes ventraux et dorsaux, en tant au moins qu'ébauches suffisamment différenciées, apparaissent séparés, bien que plus tard chez *Nephtys* il deviennent voisins par suite de leur volume considérable ; par contre, les deux soies de la même rangée chez *Allolobophora* naissent dans le même bulbe primitif. D'autre part chez *Allolobophora* les ébauches des bulbes

ventraux sont voisines (Pl. iv 23, 24) de celles, plus avancées, des Néphridies.

L'origine des soies, d'après *Nephthys*, me paraît 1-cellulaire, ainsi que l'ont déjà indiqué EMERY (86) (régénération de *Nephthys*, *Lumbriconereis*, *Asteropa*) et MALAQUIN (93) (stolonisation de *Myrianida* et *Autolytus*), et contrairement à BÜLOW (83) chez *Lumbriculus* et à v. BOCK (97) (stolonisation de *Chaetogaster*). — Chaque soie proprement dite se montre, sur une section perpendiculaire à sa longueur (Pl. vii 42), nettement intracellulaire ; comme il est difficile d'admettre qu'elle est née à l'intérieur d'une file de cellules, on peut très vraisemblablement conclure de cette observation que la soie a une origine unicellulaire. — Quant à l'acicule (Pl. vii 46), j'ai constaté que sa base est profondément engagée dans une grande cellule. Mais, d'une part, d'autres cellules du bulbe forment aussi un fourreau autour de l'acicule, et il n'est pas sûr que ces cellules ne participent pas au moins à son accroissement ; d'autre part, des filaments sont en rapport avec la cellule basilaire sans que j'aie pu m'assurer de la nature de ces rapports : notamment, sur une coupe frontale (Pl. vii 46) à peu près suivant l'axe de l'acicule, cette cellule basilaire, située à la limite du bulbe, se montre reliée à l'épiderme par des filaments divergents, ébauches de fibres de soutien, peut-être en même temps musculaires ; des filaments semblent, pour un côté tout au moins, être prolongements de la cellule basilaire, alors que d'autres appartiennent plutôt à des cellules fusiformes : d'après cela, cette cellule basilaire est-elle une cellule bulbaire formatrice, de laquelle l'acicule est sorti par son accroissement, tout en y restant engagé par la base, ce qui ne serait pas contradictoire avec la poussée par cette cellule de filaments de soutien ? ou cette cellule appartient-elle seulement au sac et n'est-elle qu'une cellule, unipolaire ou bipolaire, (comme on en voit dans le voisinage, cependant de taille et d'aspect un peu différents), cellule de soutien ou même cellule musculaire, ayant reçu ultérieurement la base de l'acicule ? La première hypothèse paraît plus vraisemblable ; je n'ai pu malheureusement réussir, comme pour les soies, à distinguer nettement un acicule très jeune de toutes parts inclus dans une cellule. Bientôt cette cellule basilaire s'efface en s'aplatissant et on ne voit plus que des faisceaux de filaments insérés à la base même de l'acicule.

Résumé.

A la suite de la rétraction, et du resserrement de la plaie, qui rapprochent les parois somatique et splanchnique, la *cicatrisation* se produit par la soudure de ces parois ; l'orifice intestinal, dû à la section, reste organiquement ouvert et forme l'*anus*. La cavité gastrique se développe par l'accroissement du bourrelet, mais sans invagination proctodœale.

Les *mitoses*, probablement à cause de leur rapidité, sont relativement rares, mais elles paraissent exister dès le début.

Les amibocytes ne participent pas au travail régénératif.

L'origine des ébauches, au moins en très grande partie, est *ectodermique* : d'une part les tissus nouveaux proviennent de l'épiderme ancien, pas (ou tout au plus peu) des autres organes anciens, et d'autre part l'ectoderme nouveau continue à fournir les ébauches. D'ailleurs un bourgeon encore indifférencié est tout aussi capable de régénérer de nouveau son extrémité.

De l'*épithélium* du bourrelet, d'origine épidermique, sans participation de l'ancienne paroi intestinale, mais lui-même d'abord indifférent, dérivent, respectivement sur chaque face, et par différenciation, l'*épiderme* et l'*épithélium intestinal*.

Le tissu profond, né de la prolifération du nouvel épithélium, surtout de l'*ectoderme*, avec immigration, se différencie plus ou moins dans les deux ensembles suivants : d'une part, par condensation le long de la région médio-ventrale en suractivité, une *bande germinale*, représentée au début par l'épithélium orienté d'un côté vers le névraxe, de l'autre en sens inverse, et dans l'espace de divergence par un amas profond, qui notamment est composé chez les Lombrics, etc., de grands éléments à gros nucléole ; d'autre part un ensemble (*mésenchyme*) d'éléments fusiformes et de tissu résiduel, en réseau abondant et lacuneux chez les Lombrics, ailleurs plus ou moins réduit ou plus ou moins indistinct du mésoderme proprement dit.

Un fait dominant l'organogénie est l'extension précoce de *fibrilles*, prolongements cellulaires ou fibres musculaires très jeunes. Notamment, de semblables faisceaux fibrillaires longitudinaux (futur

cordon fibrillaire nerveux au milieu ; sur les côtés futurs rubans musculaires ventraux, pennés par la réunion de fibrilles profondes et superficielles), différencient la bande germinale en deux lames, l'une superficielle surtout épidermique et neurale, l'autre profonde surtout cœlomique (*mésoderme*) ; cette séparation est chez les Polychètes nette et hâtive, chez les Lombrics tardive et après un enfoncement d'ébauches, notamment du névraxe, groupées dès lors en une couche profonde de l'ectoderme épais. De même, des faisceaux transverses échelonnés, s'étendant à travers la masse profonde, jouent un rôle plus ou moins actif dans la métamérisation. Une basale, qui semble n'être d'abord qu'un feutrage de fibrilles, apparaît surtout sur la région médiane des diverses parois, et, en plus chez les Lombrics, mais bien plus tardivement, à la nouvelle paroi ventrale après séparation du névraxe. Par contre, d'abord aux champs latéraux, puis seulement vers chacun de leurs bords entre les masses latérales et les bandes musculaires, la continuité et la prolifération épidermiques persistent longtemps.

La *métamérisation*, suivie du creusement de cavités *cœlomiques*, atteint d'abord le *mésoderme*, et à partir du sommet, dans la région ventro-latérale. Elle semble présenter une échelle de types : dans le plus dilaté, la bande mésodermique, bien distincte, par son activité propre se renfle et se creuse en sacs cœlomiques bien limités, qui s'étendent en refoulant le mésenchyme ; dans le plus condensé, le mésoderme, plus ou moins indistinct du mésenchyme, reste passif et est découpé par des faisceaux, ébauches des cloisons, s'étendant progressivement vers le plan médian. Chez les Lombrics, entre le névraxe et les faisceaux longitudinaux ventraux, là où la communication épidermique avait persisté, les cavités cœlomiques viennent contourner le névraxe pour l'isoler.

Par la prolifération, et sa suractivité ventrale, se développe un *bourrelet* avec *saillie ventrale*, pouvant elle-même être prolongée en 1 ou 2 cirres caudaux : d'où la situation d'abord dorsale de l'anus. Puis l'accroissement du bourgeon se poursuit par la prolifération *subterminale* : en arrière en effet persiste une région (*pygidium*), effacée chez les Oligochètes, cependant dans tous les cas caractérisée et délimitée par la divergence déjà indiquée pour le début entre des prolongements, les uns dirigés vers le corps ancien, les autres inclinés vers le sommet de la bande mésodermique, pour se redresser le long de la calotte terminale, et redevenir de l'autre côté parallèles

et inverses. d'où un entrelacement transversal, ébauche du dernier faisceau transverse plus développé en sphincter anal. Les *cirres caudaux* sont *ectodermiques*, dus à l'allongement précoce de la calotte terminale.

Le *névraxe* dérive de l'*ectoderme*, sans participation de l'ancienne chaîne nerveuse. A son bord central, le faisceau médian de la bande germinale se différencie en *cordon fibrillaire* nerveux qui a ses racines dans les cirres caudaux eux-mêmes. Les « fibres géantes » ne paraissent être que des sortes d'espaces lymphatiques. Le névraxe se détache progressivement de l'*ectoderme*, plus ou moins suivant les types, surtout chez les Oligochètes.

Le plus souvent les futures *fibres musculaires* ne laissent pas voir de noyau, comme si elles étaient de simples prolongements cellulaires. Les couches musculaires proviennent de l'*ectoderme*, et pour l'intestin sans doute de l'*entoderme*, en lames musculaires ou *intermédiaires* qu'il n'y a pas lieu de rattacher au mésoderme, sauf peut-être, et en partie seulement, pour les faisceaux longitudinaux ventraux dans la formation pennée.

Les muscles *transverses* débutent par des faisceaux *latéraux* et *intermédiométriques*; puis, plus ou moins suivant les types, ils s'étendent en faisceaux *circulaires* et se répartissent sur la longueur. Les faisceaux *longitudinaux* débutent de chaque côté en deux bandes *ventro-latérale* et *dorso-latérale*; la première n'est autre que ce faisceau penné qui contribue à la séparation des ébauches superficielle et profonde de la bande germinale. A la face ventrale, surtout chez les Lombrics, à névraxe isolé, des faisceaux musculaires *sous-épidermiques ventraux*, d'abord supplémentaires, constituent finalement dans cette région la partie principale du système musculaire. Les *cloisons* sont d'abord latérales, pour s'étendre vers le plan médian, plus ou moins suivant les types: elles dérivent en effet des faisceaux transverses intersegmentaires, qui peuvent ensuite se développer de divers côtés et se mêler de divers faisceaux passant d'un système à un autre. A ces mêmes faisceaux transverses se rattachent les *muscles sétigères* en fibres rabattues de chaque côté vers la base des corps sétigères voisins, et les *muscles obliques* rétracteurs des parapodes.

Les *vaisseaux* proviennent de la régularisation des *lacunes* dans les restes intercoelomiques du mésenchyme, d'où deux *sinus médians*, ventral et dorsal, et une suite d'*anneaux* métamériques.

Les *néphridies* (d'après *Allolobophora*), ont chacune une ébauche *unique* : une *grande cellule*, origine du futur *parillon*, apparaît dans le *mésoderme* et lors de son clivage se trouve dans l'épithélium *péritonéal* à la face antérieure et au bord externe de la cloison ; de là en arrière un *cordon* s'accroît entre les deux sacs *cœlomiques* vers la surface, puis par allongement se replie en une anse postérieure qui s'enfonce dans la cavité *cœlomique* en refoulant sa paroi. Plus tard le cordon se creuse d'un canal *intracellulaire*. L'ouverture extérieure est tardive.

Les *corps sétigères* apparaissent à des époques très variables suivant les types. Le *bulbe* provient de l'*ectoderme* soit (*Nephthys*) simplement, soit (*Allolobophora*) de sa couche profonde sous-épidermique ; le *sac* (au moins son revêtement) est *mésodermique*. Les bulbes ventraux et dorsaux naissent séparés ; dès l'origine, les bulbes ventraux sont voisins des *néphridies*. L'origine des soies est *unicellulaire*.

Comparaison

des développements embryonnaire et régénératif.

Le développement du bourgeon de régénération n'est pas seulement une question importante en elle-même, comme partie spéciale de l'Ontogénie, mais son intérêt le plus grand se rattache à la loi, aujourd'hui remise en discussion, du parallélisme des divers processus ontogéniques, d'une part dans l'Embryogénie, d'autre part dans la Blastogénie soit proprement dite soit régénérative.

Dans l'état actuel de la question au point de vue pratique, en face des divergences souvent profondes des auteurs dans chacun des deux ordres de recherches et pour la plupart des points, il est nécessaire d'être réservé dans les conclusions (1) ; cependant il est bien permis de chercher à se rendre compte jusqu'à quel point les attaques contre la loi sont elle-mêmes justifiées.

(1) On jugera par le fait suivant à quel ballottement on s'exposerait si on érigeait immédiatement quelques résultats particuliers en principe général : à peine RIEVEL, qui avoue avoir entrepris ses recherches dans l'espoir d'infirmer les observations et les conclusions de v. WAGNER contre le parallélisme des deux modes de développement dans la formation des orifices, est-il arrivé au contraire à confirmer les conclusions de cet auteur opposées au parallélisme, que celui-ci les abandonne pour se ranger parmi les partisans de ce parallélisme.

D'après les conditions mêmes, la Régénération nécessairement s'opère à la fois sur tout le pourtour, et il n'est pas étonnant que, pour la formation de la cavité gastrique nouvelle, soit utilisée par simple prolongement, la cavité gastrique ancienne. Donc, si on tenait à rechercher dans ces premiers processus, les homologues de ceux de l'Embryogénie, il faudrait considérer le développement comme commençant au point de vue physiologique au delà du stade gastrula, alors que morphologiquement, le bourgeon serait d'abord au stade blastula par l'indifférence de l'épithélium cicatriciel (quelle qu'en soit d'ailleurs l'origine), puis au stade gastrula par la différenciation de chacune de ses deux faces.

Un *proctodœum*, c'est-à-dire une invagination de la paroi somatique, d'abord distincte de la paroi splanchnique et allant ensuite la rejoindre, est reconnue dans l'Embryogénie, où un processus spécial est effectivement nécessaire pour le percement de l'anus non préexistant. Pour le développement régénératif les opinions sont partagées : suivant divers auteurs l'orifice dû à la section se ferme, et l'anus s'ouvre ensuite de nouveau, pour les uns avec, pour les autres sans invagination proctodœale ; au contraire à mon avis, la section et la cicatrisation ayant créé un anus, dans ces conditions spéciales de la régénération, il ne se forme pas de proctodœum (voir p. 70).

Le *mésenchyme*, dans l'Embryogénie comme dans la Régénération, paraît être un complexe d'origine multiple résultant d'éléments émigrés de l'ectoderme, du mésoderme proprement dit de la bande germinale, et peut-être de l'entoderme.

Dans la Blastogénie comme dans l'Embryogénie, le travail formateur se localise surtout dans une *bande germinale* ventrale ; dans les deux cas cette localisation est plus ou moins complète, le mésoderme vrai plus ou moins distinct du mésenchyme. — Il ne semble pas que dans la Régénération la prolifération procède par téloblastes et rangées cellulaires, comme dans le développement ordinaire ; mais dans ce dernier, ce processus est sans doute lié au petit nombre de cellules primitives ; et d'ailleurs, même pour le mésoderme, on n'a pas, tout au moins jusqu'ici, constaté partout l'existence de cellules primaires, par exemple chez *Lopadorhynchus* (KLEINENBERG), *Aricia* et *Pileolaria* (SALENSKY). Au reste, dans les deux cas on peut en somme distinguer dans la masse interne, deux couches, l'une profonde, le *mésoderme* proprement dit, l'autre immédiatement sous-épidermique, où si l'on veut, encore ectodermique

par un dégagement incomplet, la lame *intermédiaire* : dans cette lame nous avons trouvé le névraxe, les muscles, et chez les *Lombrics* les bulbes sétigères ; nous avons rencontré dans le mésoderme, mais au voisinage immédiat, les ébauches néphridiennes ; de même pour l'embryogénie dans une semblable lame se présentent : à la région médiane, d'après l'avis unanime, une rangée paire ou simplement une plaque, ébauches neurales, et des rangées latérales sur la nature desquelles les auteurs sont en désaccord, mais ce sont encore, comme pour la Régénération, des ébauches ou de muscles externes = circulaires (myoblastes externes d'après BERGH) ou de bulbes sétigères et de néphridies (sétoblaste interne (?), néphroblaste, sétoblaste externe chez les *Lombrics*, et au moins ébauches sétigères chez *Nereis*, d'après WILSON) ; encore ici comme pour la Régénération les auteurs ont par leurs interprétations diverses, traduit pour cet ensemble d'ébauches le caractère ambigu de lame intermédiaire, la plupart la considérant comme une couche sous-épidermique distincte, d'autres (VEJDovsky, RABL) la faisant rentrer dans le mésoderme. — L'origine de la bande germinale, spécialement dans celle-ci de la bande mésodermique, est aussi discutée en Embryogénie que pour la Régénération ; cependant dans les deux cas l'avantage paraît rester à l'opinion de l'origine *ectodermique*. Les auteurs, qui ont opiné pour la dérivation entodermique, sont la plupart peu affirmatifs, et se sont sans doute laissés influencer par l'idée de confirmer pleinement la théorie générale du coelome en faisant rentrer dans le même cadre le mésoderme des Annélides et celui des Chaetognathes et des Vertébrés. Par contre, l'origine ectodermique, que j'ai démontrée, ainsi que d'autres auteurs récents, dans la Régénération des Annélides, est nettement exprimée en Embryogénie surtout par SALENSKY chez *Aricia*, *Pileolaria*, *Psymnobranchus*, *Nereis*, BERGH chez *Clepsine*, *Lumbricus*, KLEINENBERG chez *Lopadorhynchus*, VEJDovsky chez *Rhynchelmis*. WILSON chez *Lumbricus* et *Nereis* se rattache plutôt à cette opinion ; mais, considérant que, chez *Clepsine* et *Nereis*, on a pu retrouver dans un des macromères l'origine des premiers éléments de la bande germinale, il regarde ces ébauches comme ayant, à la limite des deux feuillets, une origine indépendante de ces feuillets, ainsi d'ailleurs que l'ont déjà avancé théoriquement KLEINENBERG et ED. MEYER pour les gonades et leur dérivé, le mésoderme coelomique ; d'ailleurs si ces vues étaient admises, rien n'empêcherait d'y faire rentrer le processus formateur

du bourgeon de Régénération, surtout pour le mésoderme, en regardant le foyer des ébauches au sommet comme un tissu indifférent ; mais il est bien certain que dans les deux cas, si on n'adopte pas cette systématisation et si on veut rattacher le foyer à un feuillet, ce sera à l'ectoderme plutôt qu'à l'entoderme.

La *métamérisation*, dans tous les cas est *subterminale*, apparaissant en avant du pygidium, et progressant d'arrière en avant. On ne l'a guère que décrite dans l'Embryogénie des Annélides, sans en préciser le mécanisme ; il y aurait lieu de rechercher les filaments transverses, dérivés de l'ectoderme, dont j'ai indiqué pour la régénération le rôle, important dans certains cas. Dans l'Embryogénie comme dans la Blastogénie régénérative, la métamérisation débute par la fragmentation du *mésoderme* et n'atteint qu'ultérieurement et secondairement la paroi du corps.

Le *névraxe* est, dans les développements ordinaire et régénératif, d'origine *ectodermique* (sauf la restriction indiquée sur l'origine peut-être indépendante de la bande germinale, et alors applicable en même temps aux deux cas). Si les rangées neurales ne paraissent pas exister dans le bourgeon, il en est de même dans bien des cas, pour l'Embryogénie ; mais dans l'un et l'autre mode de développement, chez les Polychètes le névraxe ne se sépare que plus ou moins incomplètement de l'épiderme tandis que, chez les Oligochètes, le névraxe qui doit être profond se forme dans une couche bientôt profonde, ou lame intermédiaire, qu'il est indifférent de rattacher encore à l'ectoderme ou d'en distinguer. La métamérisation est tardive dans tous les cas, et VEJDovsky admettant chez des Oligochètes un foyer séparé pour chaque moitié de ganglion nerveux est en contradiction avec tous les autres observateurs. Dans le développement embryonnaire la bande nerveuse est *double*, d'après la plupart des auteurs ; dans le bourgeon la formation des cellules nerveuses se répartit aussi de part et d'autre de la ligne médiane, occupée par le cordon fibrillaire, mais on comprend qu'ici ces ébauches soient moins séparées dans l'ensemble plus massif. Le plexus nerveux ventral ainsi que la zone ventrale ciliée des Lombrics, qui paraissent être des organes larvaires, ne se retrouvent pas dans la régénération.

Les *muscles* sont assez vaguement rattachés au mésoderme par la plupart des auteurs ; mais BERGH chez *Lumbricus* précise davantage leur origine en considérant les rangées latérales du groupe externe (dérivant des « myoblastes externes ») comme les

ébauches des faisceaux circulaires, et faisant provenir les faisceaux longitudinaux de la partie superficielle de la rangée interne « myoblaste interne », d'où dérive surtout le mésoderme); c'est à peu près ce que je retrouve dans la Régénération : seulement ici, d'une part la dérivation ectodermique de la couche musculaire externe (transverse) n'est pas limitée à l'origine de cellules primaires, qui font défaut, mais s'étend sur toute l'étendue des parties jeunes, et d'autre part la couche musculaire interne (longitudinale) se rattache encore à l'ectoderme, mais plus profondément, sauf il est vrai, il semble, une certaine participation mésodermique pour le faisceau ventral dans la formation pennée.

Les *vaisseaux*, dans l'Embryogénie surtout d'après SALENSKY et KOWALEVSKY, comme dans la Régénération, débutent par les *lacunes*, restes de la cavité de segmentation, refoulée par le développement des sacs coelomiques, notamment d'abord en sinus périentérique. VEJDovsky décrit dans les embryons de *Lumbricus* et de *Criodrilus* un vaisseau *dorsal* d'abord *double*, tel que je l'ai reconnu dans les bourgeons.

Pour l'origine des *néphridies* très discutée en Embryogénie, je trouve, dans le développement du bourgeon des *Lombrics*, non pas une origine double respectivement pour le pavillon et pour le canal dérivant d'une ébauche continue, comme HATSCHKE chez *Criodrilus* et WILSON chez *Lumbricus* (pavillon péritonéal et rangée néphridienne), mais, avec BERGH chez *Criodrilus* et *Lumbricus* et VEJDovsky chez *Rhynchelmis*, des ébauches *discontinues*, et *uniques* pour chaque néphridie : avec la même similitude, une *grande cellule* pour le *pavillon*, située (BERGH) dans la masse mésodermique et lors de son clivage dans la membrane *péritonéale* au bord externe de la face antérieure de la cloison, et un *cordon* de petites cellules transverses, qui s'insinue *entre* les parois *coelomiques* pour pénétrer dans la paroi somatique. Enfin, encore dans les caractères de la *néphridie développée*, forme, disposition, structure et notamment creusement intracellulaire du cordon en canal, je trouve une complète concordance avec la description de BERGH. Ainsi, en prenant le travail de cet auteur, le plus récent, sur ce point, comme terme de comparaison de l'Embryogénie avec la structure du bourgeon d'après mes recherches, se manifeste pour l'histoire des néphridies un remarquable parallélisme entre ces deux modes de développement.

Les *bulbes sétigères* sont, dans la Régénération, non pas mésodermiques comme l'admettent divers auteurs pour l'Embryogénie (peut-être par confusion des bulbes et de leurs sacs), mais *ectodermiques* comme l'ont reconnu chez l'embryon KOWALEVSKY, VEJDovsky, KLEINENBERG, BERGH. Seulement, dans le bourgeon des Polychètes les bulbes naissent par des saillies internes de l'épiderme lui-même, tandis que dans celui des Oligochètes les bulbes apparaissent au milieu d'amas cellulaires dans la profondeur même de l'ectoderme, dans la lame intermédiaire, sous-épidermique ; à ces ébauches chez les Lombrics correspondraient assez bien dans l'embryon, comme situation, mais non comme disposition, les rangées (simples et continues) sous-épidermiques (dérivant des sétoblastes interne (?) et externe), auxquelles WILSON attribue l'origine des soies, attribution, il est vrai, contestée par BERGH. Dans la Régénération, comme dans l'Embryogénie d'après ce dernier auteur, chez les Lombrics les corps sétigères ventraux sont voisins des néphridies, moins avancés qu'elles dans leur évolution, mais plus que les dorsaux.

Somme toute, dans la mesure du possible, les conditions surtout au début n'étant pas identiques, et avec la réserve commandée par les divergences existant encore entre les descriptions et les interprétations des observateurs, la comparaison entre la formation de l'embryon et celle du bourgeon, telle qu'elle résulte de mes recherches, est favorable à la loi du parallélisme des développements embryonnaire et régénératif.

Considérations sur les feuillets.

Bien des divergences sur l'interprétation des origines des ébauches sont dues à des malentendus, à des définitions insuffisantes. — *L'ectoderme* est l'épithélium externe primitif et *l'entoderme* l'épithélium de la cavité gastrique primitive : lorsque le bourrelet cicatriciel s'allonge pour former le bourgeon, l'épithélium qui le constitue différencie sa partie externe en ectoderme et sa partie interne en entoderme, et, si l'orifice de la section a persisté en anus, l'épithélium doit être considéré comme d'abord indifférent malgré son origine ectodermique ; en sorte que la question de l'existence d'un intestin terminal ectodermique, un proctodœum, dépend, non d'une apparence d'invagination, qui peut n'être qu'une interprétation de mouvement relatif dû à l'accroissement du bourrelet bordant,

mais de la constatation d'une séparation primitive complète des deux épithéliums. — Sous le nom de « mésoderme » on entend souvent tout ce qui est compris entre l'ectoderme et l'entoderme, que l'on assimile ainsi à un simple feuillet : or c'est là un ensemble complexe, et cette expression, avec ce sens négatif, c'est-à-dire exclusif de l'ectoderme et de l'entoderme, topographique de masse profonde ou interne, comme j'ai désigné précédemment cet ensemble, est sans valeur réelle et prête à des confusions : ainsi, on arriverait à dire que le névraxe, ectodermique chez les Polychètes, serait mésodermique (1) chez les Oligochètes sous prétexte qu'il dérive, en vue de sa future situation, d'une masse profonde, qui contient aussi pendant son état indifférent l'ébauche des sacs cœlomiques ; parfois même, on va jusqu'à englober dans cette appellation des éléments à peine dégagés de la face profonde d'un épithélium stratifié. Je ne puis que me ranger à l'avis de O. et R. HERTWIG, KLEINENBERG, LANG, ED. MEYER, s'élevant contre l'abus regrettable de ce mot appliqué à un complexe, si l'on veut à un ensemble du feuillet, de nature et d'origine très diverses ; le terme de *mésoderme* doit être limité au double feuillet formant la paroi épithéliale des sacs cœlomiques, susceptible d'une définition précise. — L'expression de *mésenchyme* devrait aussi être restreinte au tissu de remplissage, et il faudrait toujours en exclure les couches musculaires avoisinantes d'origine ectodermique ou entodermique.

Soit une application de la notion de feuillets au développement du bourgeon de Régénération. L'*épithélium* primitif de la cicatrice, d'origine ectodermique, mais indifférent par nature, se différencie ensuite en *ectoderme* et *entoderme* suivant le côté du bourgeon.

(1) Plusieurs auteurs, notamment HEPKE (97), en analysant mes premières notes (96), m'ont fait dire que chez les Oligochètes le névraxe était d'origine mésodermique, et ont critiqué le sens dans lequel j'employais cette expression. Ils ne m'ont pas compris : au contraire, c'est ce sens, très usité d'ailleurs, que j'incriminais, montrant par l'exemple du névraxe des Annélides à quelles conséquences absurdes conduisait son emploi ; c'est ce dont on peut se rendre compte par le passage en question : le névraxe « dérive directement de l'*ectoderme* lorsqu'il est superficiel (Polychètes), indirectement [toujours de l'*ectoderme*] par l'intermédiaire d'une masse commune avec l'ébauche cœlomique lorsqu'il doit être plus intérieur (Oligochètes) : l'origine du névraxe *serait* donc ectodermique chez les uns, mésodermique chez les autres, pour employer [si on employait] ce terme de *mésoderme* si peu précis dans son sens [celui de ses sens qui est] négatif d'ensemble des tissus autres que l'ectoderme et l'entoderme, simple expression topographique sans grande valeur [dans ce sens seulement] ».

Ces feuillets, principalement le nouvel ectoderme, prolifèrent à leur face profonde, surtout dans la région ventrale, où se forme ainsi la *bande germinale*; une poussée profonde donne, d'une part le *mésenchyme* à l'aide des feuillets superficiels, surtout sinon exclusivement l'ectoderme, et à l'aide de la bande germinale elle-même, d'autre part dans la bande germinale à l'aide de l'ectoderme le *mésoderme* ou épithélium cœlomique d'où dérivent les *néphridies* vers sa limite superficielle; d'une poussée ultérieure moins profonde, proviennent des formations déjà sous-épidermiques, mais encore mal dégagées de l'ectoderme primitif, d'ailleurs lui-même mal limité le long de certaines zones, et qu'on peut grouper sous le nom de *lame intermédiaire*: *couches musculaires*, *névraxe* et *bulbes sétigères* des Oligochètes; enfin le *névraxe* et les *bulbes sétigères* des Polychètes se séparent moins encore de l'ectoderme. En somme, le développement se produit par la poussée et le dégagement, successivement pour diverses ébauches, de l'épithélium formateur; et c'est, il me semble, à ces ébauches, qu'il faut reporter, surtout lorsque le développement est comme ici assez condensé, les principes de la théorie des feuillets.

Considérations sur les homologies ontogéniques.

Dans la recherche des homologies ontogéniques, c'est-à-dire dans la comparaison des organes et des types, dans le rapprochement des développements embryonnaire et régénératif, il faut se garder d'une systématisation exagérée. Il ne faut pas pousser le parallélisme de la formation de l'embryon et du bourgeon jusqu'à une identité complète qui n'est pas compatible avec la différence des conditions surtout au début; par exemple, outre l'impossibilité de retrouver le stade ovulaire dans la Régénération, je n'attache qu'une faible valeur aux essais de comparaison des premiers états du bourgeon avec les stades morula, blastula, gastrula du développement embryonnaire; je ne suis nullement troublé par la constitution directe de l'anús à la suite de la section, sans l'intermédiaire d'un proctodœum. La spécificité absolue des feuillets conduit à des résultats absurdes: suivant la remarque, déjà faite par d'autres auteurs, mais qui vient naturellement à l'esprit, on arriverait par cette exagération à cette conclusion que, l'œuf étant mésodermique par son origine, l'embryon et enfin tout l'organisme serait mésoder-

mique; v. KENNEL fait remarquer à propos de *Ctenodrilus* que le bourgeonnement pouvant s'étendre à la région extrême de l'individu souche, si on conservait indéfiniment à l'intestin terminal son caractère primitif de proctodœum, on pourrait dire du dernier individu que son intestin est totalement ou en grande partie ectodermique; de même dans la Régénération si on considérait la face interne du bourrelet comme ectodermique, sous prétexte que l'épithélium cicatriciel est d'origine ectodermique, une grande partie du ver pouvant se régénérer, on pourrait dire que ce ver aurait un intestin presque entièrement ectodermique. En réalité, une ébauche, quelle qu'en soit l'origine, est dans son premier état indifférente.

Tout processus dépendant uniquement de conditions internes, nées de l'état antérieur, autrement dit de l'hérédité, et de conditions externes, si les conditions se retrouvent les mêmes le même processus se produit; en dehors de là il n'y que mots et systèmes. Or les conditions finissent par se retrouver les mêmes: ainsi le bourgeon caudal après allongement du bourrelet cicatriciel devient assez semblable à la partie postérieure d'un embryon après formation proctodœale d'un anus, et dès lors le développement est lui-même assez semblable; de même, le système nerveux, par une adaptation héréditaire dont nous ne saisissons pas le mécanisme, mais qui est une condition nécessaire à la continuation de la vie, et en fait, étant fonctionnellement lié à l'ectoderme et plus spécialement à l'ectoderme ventral, dans le bourgeon comme dans l'embryon, a une origine ectodermique dans la bande germinale. Ainsi, les conditions se retrouvant ordinairement les mêmes en fait, ordinairement aussi en fait et non a priori en principe, il y a homologie entre certaines ébauches, entre certains feuilletts d'organismes différents, il y a parallélisme général, et de plus en plus grand à mesure que l'évolution s'éloigne des conditions différentes du début, entre l'Embryogénie et la Blastogénie.

Les systématisations exagérées ont fait naître une réaction contre la Théorie des feuilletts, contre la Loi du parallélisme ontogénique; mais cette réaction a elle-même dépassé la vérité: déjà il a fallu revenir sur l'interprétation prématurée de certaines recherches insuffisamment approfondies. Ces doctrines ne constituent pas un dogme ou une panacée, suffisant à tout et rendant toute nouvelle recherche superflue, mais, pour éclairer la théorie, pour guider dans la pratique, elles ont une valeur réelle et rationnelle.

APPENDICE

SUR LA

TECHNIQUE.

Au point où est parvenue la science, la technique microscopique est la condition de nouveaux progrès. Actuellement cette technique ne pêche pas par pénurie de procédés ; mais la qualité est bien loin d'être en rapport avec la quantité : un grand nombre de méthodes sont sans grande valeur, d'autres compliquées ne doivent leur mérite qu'à un de leurs composants ; il serait utile qu'une critique sévère vînt débayer le terrain ; mais c'est là une œuvre ingrate, exigeant un grand nombre d'expériences, dont la plupart n'auraient qu'un résultat négatif. Il ne sera peut-être pas inutile d'apporter ici, quelque incomplet qu'il soit, le résultat positif d'une somme de travail considérable dans cette voie : à la suite de l'examen d'un grand nombre de procédés, j'ai retenu quelques-uns d'entre eux, dont certains sont à tort peu connus, ou mal jugés parce qu'ils sont mal employés ; j'ai étudié sur l'objet spécial de ce travail les conditions de leur réussite. On n'oubliera pas d'ailleurs cette restriction, que, ces conclusions ayant été établies pour certaines Annélides, je ne les prétends pas nécessairement valables pour les autres animaux et, aux divers stades du fraïement, dans un autre enchaînement de conditions antérieures.

Immobilisation. — La plupart des animaux étudiés, notamment *Allolobophora foetida*, ont été simplement tués par l'action des fixateurs adoptés (solution nitrique ou chromo-nitrique), qui immobilise assez rapidement et d'habitude dans une position symétrique par rapport au plan médian, direction de coupes la plus avantageuse. Mais deux types d'animaux ont présenté à ce point de vue des difficultés. *Nephtys* mourait en bonne position, mais l'intensité des contractions musculaires déterminait souvent sous la pression une rupture du bourgeon avec écoulement de sang ; la dilution avec renforcement graduel du fixateur ne faisait pas disparaître cet accident ; l'eau alcoolisée et l'hydrate de chloral n'arrivaient que très lente-

ment à produire une narcotisation supprimant toute réaction à l'application du fixateur, et alors, outre l'incommodité d'un procédé si lent, la macération était à craindre pour la bonne conservation des tissus ; mais un moyen qui m'a bien réussi pour ces animaux consistait à soumettre un quart d'heure une petite quantité d'eau de mer aux vapeurs de chloroforme et à y placer les fragments aussitôt sectionnés : à peine quelques mouvements, et l'animal ne bougeait plus, même à la fixation. Chez *Phyllodoce maculata* les difficultés venaient de ce que l'animal, au lieu de se raidir suivant l'axe, se contournait non seulement dans le plan médian, mais aussi dans le plan bilatéral, s'immobilisant dans la position de reptation ondulatoire, ce qui était plus grave pour l'orientation ultérieure, vu la petitesse de l'animal, dans la paraffine insuffisamment transparente ; avec l'eau de mer chloroformée, l'hydrate de chloral, la cocaïne, je n'arrivais pas à supprimer tout au moins un fort enroulement dans le plan médian et le déroulement après fixation n'était pas sans difficultés ; comme cette espèce est abondante, que l'élevage en est facile et que tous les individus sectionnés bourgeonnaient, j'en suis arrivé à en fixer directement un grand nombre, ne conservant que les meilleurs.

Fixation. — La fixation sera toujours le point le plus important et le plus grand desideratum de la technique microscopique ; on ne fixe pas les tissus dans l'état de nature, mais dans un état altéré : on doit donc tendre par un traitement moins brutal à diminuer cette altération, et chercher par des réactifs différents donnant des modifications différentes à rétablir d'une façon abstraite l'état primitif. Cependant s'il ne s'agit guère que d'organologie on peut se borner à ne demander qu'une conservation approximative des contours des éléments et de leur rapports ; mais il s'en faut encore de beaucoup que ce minimum soit facile à réaliser, tant notre technique est encore grossière.

J'ai essayé, surtout sur *Allolobophora foetida*, un grand nombre de réactifs ; je me borne à citer sommairement les plus usuels ; c'est ici surtout qu'il faut se rappeler qu'il n'est pas question de conclusions générales, mais seulement spéciales aux animaux soumis aux essais. L'action coagulante de la *chaleur*, qui m'a d'ailleurs semblé meilleure employée intense (eau bouillante) et très courte, m'a quelquefois donné d'assez bonnes fixations ; mais le procédé est très infidèle, et la composition des noyaux est altérée ; il peut rendre des services

lorsqu'il est utile d'avoir les tissus vierges de toute substance étrangère. L'alcool aux divers titres donne ordinairement de très mauvais résultats. Le *formol* à 5 % de la solution d'aldéhyde est insuffisant ; la structure chromatique est également effacée. L'acide *acétique* pur, quelques minutes ou prolongé plus longtemps est assez mauvais et par gonflement donne peu de visibilité. L'acide *picrique*, et ses dérivés liquides picrosulfuriques (liq. de KLEINENBERG), picronitrique et picroacétique (1 % d'acide acétique), laissent les éléments se déformer. Le *bichlorure de mercure* (sublimé) et la plupart de ses dérivés, ratatinent un peu et brisent les tissus. L'acide *osmique* en vapeur donne de bons résultats sur des éléments libres qu'il immobilise instantanément, mais à cet état il n'est pas applicable aux pièces ; sa solution aqueuse à 1 %, ou le mélange à parties égales de cette solution avec l'alcool absolu, sont peu pénétrants, et noircissent la périphérie ; on sait d'ailleurs qu'au point de vue cytologique, l'acide osmique employé seul a l'inconvénient de masquer la structure nucléaire. Les solutions à divers titres d'acide *chromique* sont insuffisantes. Il en est de même des solutions de *bichromates de potasse* ou d'ammoniaque, avec ou sans introduction d'acide osmique ou de sulfate de cuivre, qui de plus conservent mal la structure du noyau. Les combinaisons de solutions *chromique*, *osmique* et *acétique* (liquide de FLEMMING et variantes), qui ont été employées ailleurs avec tant de succès surtout pour la cytologie, m'ont donné souvent et dans des conditions variées de composition et de durée, d'assez mauvais résultats chez les Annélides, ce qui avait déjà été noté par d'autres observateurs ; je dois dire cependant avoir eu quelques préparations assez bonnes, en employant, comme l'avait fait BERGH dans ses études d'embryogénie des Lombrics, le liquide de FLEMMING pendant peu de temps et le faisant suivre du chlorure de platine. Quant au *chlorure de platine* employé d'emblée seul ou mélangé à l'acide chromique, il m'a paru insuffisant.

Un réactif qui m'a fourni de bons résultats est le liquide *chromonitrique* alcoolique (liquide de PERENYI), agissant pendant une ou plusieurs heures ou même plus longtemps sans inconvénient ; les éléments sont bien fixés dans leur forme et leurs rapports, la structure nucléaire est conservée et on voit les diverses phases des mitoses dans les éléments en division ; d'autres observateurs ont aussi vanté ce réactif dans des recherches sur les Annélides. J'ai

employé la formule primitive de PERENYI ou sa formule modifiée pour certains cas particuliers : je n'ai pas vu de différence. Je m'étais aussi servi d'un mélange alcoolique d'acide *nitrique* et de *bichlorure de mercure*, qui m'a donné de moins bons résultats, entachés des inconvénients atténués du sublimé. J'en suis donc arrivé à penser que dans le liquide chromo-nitrique le principe actif était l'acide *nitrique* ; il m'a donné les mêmes excellents résultats, d'ailleurs aux titres de concentration les plus divers ; c'est ainsi qu'une de mes meilleurs préparations du bourgeon de Nephthys, même au point de vue histologique, a été obtenue avec l'acide nitrique au titre $\frac{1}{2}$ agissant seulement quelques minutes, car à ce degré de concentration les tissus sont facilement rendus cassants. On sait d'ailleurs que l'acide nitrique surtout au $\frac{1}{30}$ a été très préconisé pour les structures nucléaires surtout par ALTMANN et que la valeur de ce réactif a été confirmée par FLEMMING même pour les titres élevés. La conservation de l'alcool dans ce fixateur au titre $\frac{1}{3}$ m'a paru plutôt favorable. Ainsi tout en reconnaissant les bons effets du liquide chromo-nitrique alcoolique, je crois pouvoir simplifier, et donner (du moins pour les Annélides observées) la solution alcoolique d'acide *nitrique*, au $\frac{1}{30}$ ou à un titre un peu plus fort, comme le meilleur fixateur.

Coloration. — En général les pièces se colorent plus facilement en *masse*, alors qu'elles n'ont pas encore subi le traitement relatif à l'inclusion, mais elles se teignent d'une façon hétérogène, le pourtour étant exagérément coloré alors que le centre ne l'est pas encore ou à peine ; cependant cet inconvénient est très atténué pour certaines substances très colorantes, et pour la même substance les solutions alcooliques sont ordinairement plus pénétrantes. Les colorations sur *coupes* sont préférables parce qu'elles se font d'une façon homogène, et qu'on peut les surveiller au microscope ; l'action ordinairement moins énergique de la matière colorante est d'ailleurs compensée par la très faible épaisseur à pénétrer. D'un autre côté il est utile pour le contrôle pendant le sectionnement et la manipulation des coupes de paraffine, que les coupes de la pièce y soient rendues visibles par leur coloration.

Les solutions *alcooliques* sont les plus avantageuses pour la coloration en masse, par leur plus grande pénétration et par une meilleure conservation de la pièce pendant son séjour prolongé

dans le bain colorant ; mais par leur volatilité elles sont incommodes pour le traitement des coupes. Les solutions *aqueuses* sont préférables pour les coupes ; il sera commode de faire flotter par capillarité à la surface du bain contenu dans un verre de montre, la lamelle portant les coupes collées à sa face inférieure. Les solutions *glycériques*, ne s'évaporant pas, peuvent être disposées par gouttes sur le verre qui porte les coupes ; mais ces solutions m'ont paru avoir pour les diverses matières colorantes une énergie de coloration bien moindre que les solutions aqueuses. J'ai donc employé presque toujours une solution alcoolique pour la coloration en masse, une solution aqueuse pour la coloration sur coupes.

L'état dans lequel le fixateur laisse les tissus influe considérablement sur la coloration, et notamment sur l'*élection nucléaire*. Ainsi avec les colorants au carmin ou à l'hématéine, cette élection se produit bien dans les tissus frais, ou dans les tissus fixés par la chaleur, les alcools, les acides acétique ou formique, l'acide chromique faible, l'acide osmique en vapeurs à action peu prolongée, l'acide osmique ajouté en très petite quantité à la matière colorante, le bichromate de potasse ou d'ammoniaque avec ou sans un peu d'acide osmique ; l'élection était faible surtout dans certains tissus avec les fixateurs mercuriques ou picriques ; l'acide nitrique seul ou associé à l'acide chromique, même par une action très courte et malgré des lavages prolongés et des neutralisations de l'acidité, en différenciant les structures nucléaires, ne laisse plus le colorant se porter que sur le nucléole, un peu aussi sur le réseau chromatique et la membrane nucléaire, mais pas assez pour bien faire ressortir par la couleur le noyau dans son ensemble ; l'acide osmique en solution gêne encore plus la coloration surtout par le carmin, en sorte que l'emploi de la safranine est le corollaire de celui du liquide chromo-acéto-osmique. Ainsi les meilleurs fixateurs gênent la coloration élective.

L'élection directe ne se produisant pas avec le meilleur réactif l'acide nitrique, j'étais conduit à employer la méthode indirecte par une *décoloration*, portant sur le plasma cellulaire avant d'atteindre le noyau ; ce plasma était ensuite coloré par une substance d'une autre teinte. Dans cette coloration combinée, l'élection peut être conservée surtout parce qu'avec certaines matières colorantes, le noyau déjà teint est réservé dans la seconde coloration lorsqu'elle n'est pas poussée trop loin. Le choix des deux colorants est basé sur une étude préalable des principales substances colorantes ; cette

étude se rapporte surtout aux pièces fixées par les acides nitrique ou chromonitrique.

Carmin. — Un des grands avantages du carmin est sa fixité devant les milieux ordinaires, intermédiaires ou conservateurs ; il ne donne pas assez de visibilité aux détails, mais son éclat est au contraire avantageux pour faire ressortir certains points sur un fond différent ; à cet égard il paraît tout indiqué pour la coloration élective des noyaux.

Le *carmin boraté* alcoolique est un colorant assez énergique et assez pénétrant : pour des fragments d'Annélides, après 1/2 à 1 jour suivant la dimension, la coloration est forte et uniformément répartie ; d'ailleurs, grâce à l'alcool, il n'y a pas d'inconvénient à y laisser les pièces plus longtemps. Le *carmin au lithium* et le *carmin ammoniacal* produisent également une forte coloration, mais ils n'ont pas d'avantage sur le carmin boracique, et ils ont l'inconvénient de ne pas être conservateurs. Le *picro-carmin* est beaucoup moins énergique et il pénètre difficilement : même avec les réactifs les plus favorables, il n'a pas les propriétés d'élection nucléaire qu'il présente chez d'autres animaux ; par contre, il possède une certaine élection pour les membranes basales et la substance conjonctive, qui sont teintées en rose alors que le reste n'a encore que la teinte jaune de l'acide picrique. Le *carmin aluné* donne une coloration extrêmement faible même par un séjour prolongé, et sur coupes ; le *carmin aluné acétique* est encore d'action très lente ; l'acide osmique qu'on a proposé d'ajouter en très petite quantité au colorant m'a paru donner un peu plus d'intensité à la coloration, sans la rendre suffisante. Le *carmin acétique* en masse pénètre assez mal donnant une coloration exagérée à la périphérie ; sur les coupes, la coloration est rapide, mais sans élection suffisante, et l'acide les plisse lorsqu'elles ne sont pas très bien collées. Le *carmin chlorhydrique* s'est montré très peu pénétrant malgré un séjour prolongé. — De cet examen résulte la supériorité incontestable du carmin boraté alcoolique comme colorant total, par sa pénétration, son action énergique, assez rapide et finalement assez uniforme, et ses propriétés conservatrices.

La décoloration a été surtout étudiée sur des pièces ou des coupes colorées au carmin boraté alcoolique. Une solution *chlorhydrique* doit être faite avec de l'alcool à 70 % ; j'ai été conduit à employer,

comme plus rapide et sans inconvénient, une solution à 1 %, plus forte que celle qui est habituellement indiquée ; en masse, on renouvelle la solution jusqu'à ce qu'il ne sorte plus guère de nuages colorés, ce qui exige en moyenne une heure pour des fragments d'Annélides ; on pourrait prolonger davantage car la coloration nucléaire ne s'efface que lentement ; d'ailleurs si on voit sur la coupe que l'élection est insuffisante, on peut la traiter par la solution chlorhydrique, et la décoloration est presque instantanée, pour n'atteindre ensuite que lentement les noyaux ; ici le séjour prolongé serait dangereux, car si la coupe n'est pas bien collée l'acide détermine son gonflement et son plissement. L'acide *acétique* même pur ne décolore pas aussi rapidement que cette solution alcoolique d'acide chlorhydrique. L'acide *chromique* faible décolore tout ensemble sans déterminer d'élection.

Hématéine. — On sait que l'*hématéine* est la substance colorante d'un brun jaunâtre que donne l'*hématoxyline* par oxydation ; c'est cette hématéine elle-même qui en présence de certains réactifs donne sur les tissus des dépôts très colorés, de teinte variée suivant le réactif, qui ne seraient autres que des laques (P. MAYER).

Les colorants usuels de ce groupe ont pour base l'*alun* et produiraient des laques aluminiques. Parmi les anciennes solutions : celle de BËHMER ne m'a donné que des résultats assez inégaux comme teinte et comme élection ; la solution de DELAFIELD a une action énergique, et j'ai vu des coupes ainsi traitées se maintenir colorées plusieurs années dans la glycérine ; la solution glycérique et acétique de EHRLICH me paraît se conserver indéfiniment, elle ne donne pas de coloration exagérée, elle est un peu élective, elle a l'avantage de pouvoir être déposée sur les coupes sans crainte d'évaporation ; des solutions nouvelles aqueuses (*hémalun*) et alcooliques (*hémacalcium*), ont été établies rationnellement (P. MAYER) sur la connaissance actuelle de la composition des colorants dérivés de l'hématoxyline. Toutes ces solutions à l'alun ne m'ont donné qu'une élection et souvent une définition insuffisantes. Des vapeurs d'acide osmique agissant après le colorant m'ont servi dans certains cas à accentuer les limites des éléments.

La production de laques *chromiques* et *ferriques* est, à mon avis, bien préférable au point de vue de l'intensité et de la netteté de la coloration ; celles-ci sont produites par l'action successive sur les

tissus de l'hématéine et de sels de chrome ou de fer. Nous examinerons dans un paragraphe spécial l'action de ces sels métalliques, souvent à la fois de *mordantage* et de *virage*, sur les colorations à l'hématéine

La simple teinture, destinée à être virée, peut se faire, comme on sait, soit avec une solution aqueuse d'hématéine toute préparée, soit avec une solution d'hématoxyline « *mirie* », c'est-à-dire colorée par son oxydation en hématéine, ou à la longue par l'action de l'air surtout à la lumière, ou instantanément par l'action de traces de permanganate de potasse ajoutées jusqu'à ce que la solution devienne rouge foncé ; de telles solutions colorent en jaune d'une façon plus intense et plus rapide que les solutions fraîches d'hématoxyline ; cependant au virage la différence est moins grande. Dans les solutions trop vieilles, trop mûries, l'hématéine elle-même s'est en partie transformée, la coloration et surtout le virage se font mal. Un petit cristal de thymol empêcherait la formation de champignons, qui peuvent prendre quelque part à cette altération, bien qu'elle ne soit pas ainsi complètement évitée. On peut colorer en masse, mieux alors avec une solution alcoolique, mais on obtient souvent ainsi des colorations excessives à la périphérie ; et pour avoir une bonne coloration hématique il me paraît nécessaire d'opérer sur les coupes pour pouvoir la surveiller.

Je ne suis pas arrivé davantage à une bonne élection par la méthode indirecte avec les colorants hématiques ; sur des coupes teintes par l'hématoxyline aqueuse ou l'hématoxyline de EHRLICH l'acide *chlorhydrique* à 1 % en solution alcoolique ou l'acide *acétique* décoloraient d'une façon presque uniforme ; des pièces colorées à l'hématoxyline de DELAFIELD et traitées par la glycérine *formiquée* résistaient davantage à la décoloration, mais également d'une façon uniforme. L'*alun de fer et d'ammoniaque* agissant sur des coupes colorées très fortement (par mordantage avec ce même réactif) décolore progressivement (HEIDENHAIN), mais la décoloration n'est pas régulière dans toute la coupe, et tout en me rendant bien compte par ces essais même de l'excellence et de la commodité de cette méthode pour mettre en évidence certains détails de structure cellulaire, je ne l'ai pas trouvée applicable à une coloration élective d'ensemble.

Couleurs d'aniline. — Les couleurs d'aniline ont un grand pouvoir colorant ; parmi celles que j'ai étudiées, la *safranine*, le

Bleu lumière et l'acide *picrique* se sont montrées très pénétrantes ; c'est ainsi qu'avec le picrocarmin l'intérieur est déjà jaune alors que la coloration rouge n'est encore que superficielle ; le *vert de méthyle*, le *bleu d'aniline*, le *bleu de méthylène*, la *cyanine* (bleu de quinoléine), le *violet de méthyle*, la *vésuvine* (brun Bismarck), ont montré une action bien moins rapide.

Un inconvénient des couleurs d'aniline est le peu de stabilité de leur teinture vis-à-vis de l'alcool ; il n'en est cependant pas ainsi de certaines d'entre elles, solubles surtout dans l'eau, notamment le *Bleu de méthylène* et le *Bleu lumière* ; il est vrai que la *safranine* après mordantage par le permanganate de potasse (HENNEGUY) est beaucoup plus stable vis-à-vis de l'alcool et qu'il en est un peu de même du *vert de méthyle* par action de l'iode (HEIDENHAIN) ; d'autre part, l'acide *picrique*, facilement enlevé par l'alcool, continue cependant à teindre le contenu des vaisseaux.

Au point de vue de l'effet de leur coloration, les couleurs d'aniline, malgré la vivacité de leurs teintes, m'ont toujours paru donner plutôt un éclat plus ou moins agréable à la totalité de la coupe qu'une bonne définition des éléments et de leurs rapports ; notamment je n'ai pu obtenir d'élections nucléaires suffisantes et surtout suffisamment précises. Le but est ici différent de celui de la cytologie, où certaines de ces couleurs sont employées avec succès à faire ressortir exclusivement tel ou tel détail de structure, surtout dans des éléments spéciaux ; c'est ainsi que je n'ai pas trouvé à utiliser le *mélange* EHRLICH-BIONDI-HEIDENHAIN, même après traitement préalable par l'acide acétique et par l'iode.

Quant à l'élection par la méthode indirecte, *décoloration* par l'alcool absolu, je ne l'ai pas trouvée assez précise, sauf pour les nucléoles et les contenus glandulaires ; et d'ailleurs la coloration ultérieure par l'hématoxyline la masquait complètement. L'élection inverse de décoloration nucléaire produite par la glycérine sur les coupes teintes par la *Cyanine* ou le *Bleu lumière* m'a paru assez nette, et propre à ne pas masquer la coloration préalable du noyau par le carmin.

Colorants divers. — Le *carmin d'indigo*, en solution aqueuse, mieux avec de l'acide oxalique, colore peu sur coupes et sans élection, et se décolore un peu par l'alcool ; mais c'est la substance colorante qui m'a paru le mieux réserver les parties, par exemple le noyau, teintes par le carmin, dont la coloration ne se trouve en rien masquée ;

il en résulte d'assez belles différenciations ; la coloration et la pénétration sont plus intenses qu'avec le Bleu lumière qui donne, moins nettement aussi, des résultats analogues.

Le *Kernschwarz* donne une teinte grise, mais moins intense et moins définissante que l'hématoxyline avec virage.

Renforcement. — On peut renforcer la coloration par deux procédés, qu'il sera d'ailleurs avantageux de combiner : le *mordantage* qui a pour effet d'accélérer la coloration, et le *virage* pour donner une imprégnation plus foncée et surtout plus définissante. Les agents de mordantage et de virage sont des sels métalliques ; certains d'entre eux servent à la fois aux deux usages, mais ils ont la plupart aussi un effet ultérieur de décoloration qui force à limiter dans le virage le titre de leur solution et de la durée de leur action.

Les sels de fer : *alun de fer* et *d'ammoniaque* à un très haut degré, *sulfate de fer*, *perchlorure de fer*, *citrate de fer* et *d'ammoniaque* à un faible degré sont des mordants pour l'hématéine ; pour le carmin lui-même l'alun de fer est mordant et aide à la pénétration. — L'*alun de fer* conserve aux coupes une teinte bleue et le mordantage qu'il a produit gêne le virage par le bichromate de potasse ; l'*alun de fer* vire les colorations au carmin, donnant une teinte plus foncée pour le carmin boracique et une teinte grise pour le carmin acétique (ZACHARIAS, avec le citrate de fer et d'ammoniaque) : j'ai trouvé pour le carmin acétique viré la coloration insuffisante, le virage nul dans les parties superficielles trop colorées, et quant au *citrate* je l'ai trouvé bien inférieur à l'alun de fer pour le virage. — Par une action à peine prolongée l'*alun de fer* ne tarde pas à faire disparaître la coloration hématique ; cette décoloration progressive et surveillée d'une coloration extrêmement forte, due au mordantage par ce même alun, (HERDENHAIN) est une méthode excellente et commode en cytologie, mais qui n'est guère applicable à une préparation d'ensemble, à cause de l'inégalité de décoloration dans l'étendue de la coupe. L'alun de fer efface aussi peu à peu le carmin.

Le *bichromate de potasse* est un mordant pour l'hématéine, quoique bien moins énergique que l'alun de fer ; et il a l'avantage sur d'autres mordants que la coloration hématique, lorsqu'elle n'est pas trop forte, ne masque pas la coloration au carmin des noyaux. Le bichromate de potasse est en même temps un excellent agent de virage après coloration par l'hématoxyline (HEIDENHAIN), donnant aux

coupes une teinte très définissante, grise (sauf mucus bleu), sans donner d'opacité, sauf aux fibres musculaires adultes ; les coupes colorées à l'hématéine m'ont paru virer beaucoup moins bien. Le *bichromate de potasse* en solution concentrée décolore la laque chromique d'hématéine provenant du virage et le carmin, mais la décoloration n'est pas instantanée : donc vis-à-vis du carmin, elle n'empêche en rien un bain de mordantage pour la coloration hématique, et pour le virage de celle-ci elle exige seulement la surveillance des coupes ; mais mieux vaut encore, surtout pour le virage, se servir de solutions très étendues, environ au 1/50 de la solution saturée, (quelques gouttes de solution concentrée dans l'eau d'un verre de montre), dont l'action de virage est plus lente (environ une demi-heure), mais dont l'action plus lente encore de décoloration ne se laisse voir que longtemps après (au moins quelques heures). Pour éviter la décoloration, on peut substituer le *chromate neutre de potasse* (HEIDENHAIN) même sans inconvénient en solution concentrée ; mais je trouve qu'il produit souvent un mauvais virage bleu, et que, si les noyaux sont colorés au carmin, la teinte rouge est assez facilement masquée, ce qui diminue la différenciation élective. En somme le bichromate de potasse m'a donné d'excellents résultats comme mordant et comme vireur ; si à la simple vue ou par l'observation microscopique, on s'aperçoit après virage que la coloration hématique est insuffisante, on peut replacer les coupes dans la solution d'hématoxyline, qui par suite du mordantage qu'a produit le virage, ne les colorera que mieux ; j'ai constaté d'ailleurs, que, dans le même temps, un simple bain d'hématoxyline entre deux bains de bichromate avait une action moins rapide qu'une telle succession alternante, répétée plusieurs fois.

Le *permanganate de potasse* même à 1% est un mordant énergique pour l'hématéine, et aussi pour la safranine (HENNEGUY). Il ne vire pas et même à un titre beaucoup plus faible il fait disparaître la coloration hématique virée par d'autres agents ; les noyaux gardent d'abord la teinte, mais la décoloration est très irrégulière dans l'étendue de la coupe ; il est vrai qu'il n'empêche pas le virage au gris par le bichromate de potasse ; seulement il ne pourrait être employé comme mordant pour l'hématoxyline sur des coupes à noyaux préalablement colorées par le carmin, parce qu'il décolore celui-ci instantanément.

Les sels de *cuivre*, *acétate* en solution forte (BENDA) ou *sulfate*

à 1% (VIALLANES), peuvent servir de mordants et de vireurs ; cependant je trouve que la teinte bleue donnée par eux au virage est moins bonne que la teinte grise due au virage par le bichromate, il est vrai que celui-ci peut être employé pour virer au gris après mordantage par les sels de cuivre ; mais après ce mordantage la coloration hématique masque plus ou moins sur les noyaux la coloration au carmin ; le *sulfate de cuivre* concentré efface le carmin, mais étendu l'effet n'est pas sensible.

Coupes en série. — La méthode de la *paraffine* se trouvait naturellement indiquée pour des recherches qui exigeaient des coupes en séries, au point qu'à certains niveaux l'absence d'une seule coupe eût été funeste ; d'ailleurs, avec les précautions nécessaires, ce procédé ne m'a pas paru amener d'altérations notables par suite du ratatinement dû à la déshydratation et au chauffage prolongé à une température un peu élevée dans le bain de paraffine ; ces inconvénients sont réels, mais bien inférieurs aux avantages, et en général ont évidemment été très exagérés, eu égard aux excellents travaux dus à cette méthode aujourd'hui si employée.

Paraffines. — Je me sers pour la *pénétration* d'une paraffine fusible vers 45° ; la température à laquelle la pièce est maintenue dans le bain est ainsi aussi peu élevée que possible, car les paraffines plus molles donnent de mauvais résultats pour le sectionnement ; on verra à propos de la confection et du collage des rubans les raisons qui m'ont fait adopter pour l'*inclusion* une paraffine plus dure, fusible vers 55°. La paraffine doit tenir sa fusibilité de sa nature chimique elle-même, et non de l'addition de dissolvants reconnaissables à l'odeur ou d'autres mélanges : ils lui feraient perdre de son homogénéité, et de sa translucidité qui n'est déjà que trop faible. On recommande ordinairement la paraffine ayant déjà servi, en sorte qu'il est bon de reprendre les déchets de la taille des blocs ; on prépare même souvent des paraffines fortement *recuiles* d'avance, jusqu'à leur donner une teinte un peu ambrée et une légère odeur empireumatique ; l'expérience m'a montré qu'une telle cuisson, lorsqu'elle était exagérée, donnait de mauvais résultats par un plus grand écrasement à la coupe ; seulement faible, cette cuisson, à l'inconvénient d'enlever de la translucidité, et, si ce procédé améliore réellement beaucoup de paraffines, j'ai trouvé de bons échantillons qui, translucides et non recuits, ne le cédaient en

rien aux autres, surtout en leur appliquant la trempe, comme il sera dit plus loin. J'ai renoncé à la double pénétration successive de *celloïdine* et de *paraffine*, dont le but serait de maintenir adhérentes toutes les parties de la coupe par la persistance de la *celloïdine* après dissolution de la *paraffine* : le collage m'a paru assez parfait pour permettre de supprimer cette précaution, qui était une assez grande complication et qui augmentait la dureté de la pièce par rapport à la *paraffine* ambiante.

Dissolvants. — La *paraffine* se dissout bien dans le *xylène*, le *toluène*, le *chloroforme*, l'*éther*, moins facilement dans les essences de *cèdre*, de *bergamotte*, de *cajepout*.

Pour la pénétration des pièces, l'*éther* et le *chloroforme*, plus volatils, s'échappent plus facilement de la *paraffine* fondue ; il faut cependant pour débarrasser complètement un bain, même peu profond, chauffer notablement plus haut que leur point d'ébullition, ce qui n'est possible, sans élever trop la température que pour l'*éther* ; on peut ainsi arriver avec ce dernier à produire une pénétration très rapide ; mais pour ces deux dissolvants des bulles peuvent rester engagées dans les tissus et produire des cavités ; de plus ils n'ont pas l'avantage des autres dissolvants de montrer par éclaircissement le moment où leur pénétration préalable dans les pièces est complète. Avec les essences de *cèdre* et de *bergamotte*, qui peut-être ratatinent moins, la *paraffine* m'a paru pénétrer les pièces plus lentement qu'avec le *xylène* ; même, pour certains échantillons d'essence de *cèdre*, la pièce bien imbibée et éclaircie, se pénétrait à peine de *paraffine*. Dans le cas où les pièces imbibées devraient séjourner à l'air, par exemple pour une orientation préalable hors du bain de *paraffine*, les essences de *bergamotte* ou de *cèdre* seraient indiquées par leur faible volatilité ; on pourrait encore d'ailleurs remplacer ultérieurement ces essences. En somme, tout au moins dans les cas ordinaires, le *xylène* me paraît préférable.

Pour débarrasser les coupes de la *paraffine*, la volatilité du *chloroforme* et de l'*éther* doivent les faire rejeter, et le *xylène*, qui d'ailleurs dissout presque instantanément, me paraît encore ici préférable.

Récipient. — Au lieu de verres de montre à fond courbé et d'où on ne détache la pièce qu'en chauffant un peu, ou de boîtes à

parois métalliques mobiles qui laissent fuir bientôt la paraffine fondue, ou de boîtes confectionnées en papier, encore perméable, ou en feuilles métalliques, qui laissent déborder par ascension capillaire dans les plis, je trouve plus commode l'emploi de petites *capsules en étain* pour (le bouchage des bouteilles), de prix extrêmement minime, que l'on déchire l'inclusion faite : on range et on oriente les pièces sur le fond plat, dans le bain même de pénétration, et on peut faire, comme repères provisoires, des entailles sur le bord de la capsule ; les dessins qui se trouvent ordinairement sur le fond des capsules et sur lesquels se moule la paraffine peuvent aider à l'orientation ; de même dans la méthode d'orientation préalable avec fixation par le collodion (PATTEN, WOODWORTH), on peut se servir de capsules à fond quadrillé, ou de petites lames d'étain pareillement impressionnées.

Pénétration : chauffage. — Les capsules contenant le bain fondu, sont, plus simplement que dans une étuve, placées sur une *plaque chauffante*, donnant des températures graduées en s'éloignant de l'extrémité chauffée ; si on désire avoir dans une très petite longueur de grandes différences de température, on prendra une plaque de tôle, le fer étant moins conducteur ; mais en général le cuivre est préférable, et il n'est pas nécessaire de donner à la plaque une grande longueur pour trouver successivement les températures d'inclusion et de pénétration, et aussi de dessiccation pour le collage des rubans. Le chauffage se fait avec une petite flamme de gaz sur une canalisation munie d'un régulateur de pression, ou d'une petite lampe à essence, et on règle la flamme à une hauteur déterminée : le régime établi, on place la capsule, par tâtonnement ou par habitude, de manière qu'à l'extrémité la moins chauffée, la paraffine reste solide ; dans les conditions indiquées, le régime est assez stable pour qu'il ne soit guère nécessaire de surveiller qu'à la chute de la température ambiante à la fin du jour, pour rapprocher la capsule si la limite entre la paraffine fondue et non fondue ne se maintient pas au même niveau.

Dans certains cas cependant, pour ne pas exiger une surveillance trop prolongée et afin d'éviter l'emploi d'une étuve plus longue à régler, j'appliquai à la plaque, ou mieux encore à une boîte métallique couverte, le *régulateur* suivant relatif au chauffage par une flamme quelconque. Les variations avec la température du volume

d'un fluide (eau ; ou air plus sensible, mais influencé par les variations de pression atmosphérique), déplacent du mercure dans un dé faisant partie d'une petite balance ; celle-ci porte aussi une valve de mica qui provoque la compensation à la moindre variation, en admettant plus ou moins le flux de chaleur sur le bord de la plaque. Pour plus de détails sur la construction simple, et le fonctionnement de ce thermostat, je renvoie à la note que j'ai publiée à ce sujet (1).

Pénétration : durée. — La durée du bain de paraffine pure ne varie pas seulement avec les dimensions de la pièce ; par exemple, tandis qu'une heure de ce bain suffisait pour des fragments d'*Allolobophora foetida*, pour des morceaux de *Nephthys*, sans doute à cause de l'épaisse cuticule malgré son interruption aux deux surfaces de section, la pénétration n'était pas toujours complète après trois heures.

L'emploi du *vidre*, en débarrassant rapidement de l'essence, peut abréger la durée ; mais c'est là une complication qui ne paraît pas préférable à la prolongation du bain de paraffine fondue.

Inclusion. — Les pièces, étant saisies avec un pince légèrement chauffée, sont transportées dans le bain de paraffine fusible à 55°. Elles y sont *orientées* définitivement avec une aiguille légèrement chauffée.

Après quelques minutes seulement de séjour dans ce bain, la flamme est éloignée et de l'eau froide est injectée sous la capsule afin de solidifier la paraffine au fond et d'*immobiliser* les pièces dans le cas où leur déplacement serait à craindre pendant le transport ; puis immédiatement la capsule est appliquée à la surface d'une eau froide ; lorsque la pellicule, dont on hâte en soufflant la formation, à la surface de la paraffine est suffisante, on introduit un peu d'eau froide, et enfin on plonge complètement la capsule ; cette *trempe* a pour effet, par une solidification rapide de donner un bloc bien homogène ; mais l'introduction de l'eau est un peu délicate : si la pellicule est trop mince, l'eau l'entrouvrant coule au fond du bain y déterminant des vides. Le principal avantage des paraffines cuites est de

(1) AUG. MICHEL. Sur un régulateur de température à flamme quelconque et spécialement son application à une plaque chauffante. — *Comptes Rendus Soc. Biologie* (Paris), 3 déc. 1892.

se solidifier d'une façon homogène, rendant cette trempe inutile ; mais j'ai indiqué précédemment d'autres inconvénients de ces paraffines, et il suffit d'un peu d'attention pour bien exécuter cette opération.

Bien que les pièces soient situées vers la surface inférieure de la paraffine solidifiée, elles en sont encore séparées par une couche suffisante ; on peut même sans inconvénient gratter un peu pour enlever un léger dépôt d'impuretés, et polir la surface : alors surtout on aperçoit assez la pièce pour *tailler* convenablement le bloc ; ou bien au contraire on conservera les lignes d'orientation pour effectuer cette opération.

Coupes. — Pour couper les blocs de paraffine j'ai employé un petit instrument, du type des *microtomes* à bascule, relativement léger et facilement transportable, et dont la brièveté du levier n'était pas un inconvénient notable à cause du peu de largeur des pièces à débiter. Les épaisseurs marquées ont été rectifiées par une expérience directe en effectuant un assez grand nombre de coupes, revenant au point de départ, et mesurant l'intervalle maintenant vide entre le tranchant du rasoir et le bord du bloc. Les coupes ont été faites généralement à l'épaisseur de $\frac{1}{150}$ m/m.

Les raisons qui m'ont déterminé à me servir d'une *paraffine d'inclusion* fusible à 55°, sont les suivantes : le bloc ne se ramollit pas et ne se déforme pas à la main pendant qu'on le manipule ; le sectionnement n'est pas gêné par une température ambiante un peu élevée et il n'est pas nécessaire l'été de refroidir en plongeant préalablement dans l'eau fraîche ou en laissant évaporer quelques gouttes d'alcool ; si le ruban, souvent électrisé par le travail de section de la pièce (l'électrisation ne se produit pas dans la partie du ruban, où il n'y a que de la paraffine, la pièce n'étant pas encore entamée ou étant déjà épuisée) vient à se rompre et vient par attraction s'appliquer sur la main, il ne s'y ramollit pas et on peut l'en dégager, ce qui est impossible pour une paraffine fusible à 45° ; enfin lorsque la pénétration est incomplète, il m'a semblé que le ruban était moins défectueux avec une paraffine dure.

Il est vrai que par contre une plus grande dureté de la paraffine est généralement considérée comme provoquant l'*enroulement* des coupes ; c'est ce que l'on observe pour beaucoup de paraffines, lorsque la température extérieure est basse, et ce à quoi on remédie

en chauffant un peu le bloc; mais alors que ces paraffines ont déjà à 12° une tendance à l'enroulement pour $\frac{1}{100}$ à $\frac{1}{75}$ m/m., si on ne les chauffe pas un peu, j'ai trouvé des échantillons de paraffine fusible à 55°, qui, à cette même température ne présentait pas cet enroulement, non seulement pour toutes les épaisseurs données par le microtome, mais même pour des plaquettes découpées à 1/7 m/m.

Les coupes de paraffine éprouvent toujours un certain *écrasement*, moindre d'ailleurs pour les blocs contenant une pièce, que pour ceux de paraffine pure et par là moins durs; cet écrasement ne dépend pas cependant seulement du degré de mollesse de la paraffine, et ne tient pas uniquement aux plis puisqu'il n'est pas complètement annulé par le déplissement.

Les plis se forment seulement lorsque la coupe atteint la pièce, parce que celle-ci est plus dure; il y a donc avantage à ce point de vue à employer une *paraffine de pénétration* plus molle, que la paraffine d'inclusion: je me suis servi à cet usage d'une paraffine fusible à 45°, les paraffines de fusibilité plus inférieure devenant trop molles pour la coupe.

Les coupes successives adhèrent et forment *ruban* sans tendance à l'enroulement, même pour certaines paraffines fusibles à 55°, surtout lorsque les bords parallèles sont bien rectilignes de manière à permettre le contact sur toute la largeur; pour plus de sûreté on peut d'ailleurs avec une aiguille chauffée enduire une des faces d'une légère couche de paraffine très molle. Il n'est pas nécessaire que le bloc de paraffine soit beaucoup plus épais que la pièce, ce qui a l'avantage de permettre de ranger un plus grand nombre de coupes et de les parcourir plus facilement sous le microscope. Quant aux bords latéraux, je taillais toujours l'un d'eux obliquement ce qui, par la direction des dents obtenues m'évitait toute erreur dans l'*orientation* ultérieure des fragments du ruban. Il est préférable de tenir le ruban par une extrémité, soulevé de manière à frotter le moins possible contre le rasoir.

Collage. — Je colle les coupes sur la *lamelle* et non sur la lame, trouvant à ce procédé plusieurs avantages: 1° Il est plus facile de découper le ruban en fragments correspondant aux dimensions de la lamelle; seulement il faut remarquer que pour pouvoir lire ultérieurement dans le sens habituel, il faut préalablement retourner

les fragments bout pour bout : 2° à cause de ses dimensions plus petites la lamelle est plus maniable : on peut donc placer les réactifs dans des vases plus petits, par exemple des verres de montre, et, profitant de la légèreté de la lamelle et des actions capillaires, la laisser flotter renversée à la surface des réactifs aqueux : 3° on peut sur une même préparation disposer sur la lame plusieurs lamelles portant des objets à comparer différents d'origine ou de traitement : 4° les rayons lumineux n'ont à traverser que la lamelle et il n'y a pas de crainte qu'aux forts grossissements la distance à l'objectif soit trop grande par une trop forte épaisseur du milieu conservateur. L'inconvénient du procédé est la fragilité plus grande des lamelles, mais l'habitude le réduit considérablement, et, à part le séjour dans les réactifs, la lamelle est maniée fixée à une lame par capillarité, due à l'interposition d'une gouttelette d'eau.

Les procédés anciens par l'emploi de *substances collantes* sont infidèles et incommodés, à part le procédé de MAYER par l'albumine glycérique coagulée par la chaleur et par l'alcool, qui avec une certaine sûreté, a le mérite de la rapidité ; mais cette méthode a le grave inconvénient d'introduire des substances étrangères, qui, outre qu'elles salissent les préparations, peuvent, coagulées et colorées (dans le cas de coloration sur coupes) donner lieu à des confusions.

Le procédé idéal, à mon avis, est le collage par *dessiccation*, perfectionnement de la méthode de GAULE : le ruban étant disposé sur un liquide qu'il ne mouille pas, l'évaporation de ce liquide attire la paraffine contre le verre et l'y fait adhérer. Le liquide employé primitivement par GAULE était l'alcool, mais il s'évapore trop vite, j'ajoute que les rubans sont plus fragiles par suite du décollement plus facile des coupes successives ; l'eau réussit bien mieux, elle a cependant sur l'alcool le désavantage de s'étaler moins bien à la surface du verre, surtout lorsque cette surface n'est pas propre ; les bains de *nettoyage* sont peu efficaces, et l'ébullition dans de l'eau de savon, qui est encore le meilleur de ces procédés ne réussit pas toujours ; j'étais donc, pour utiliser ces lamelles, revenu à l'alcool, en projetant ensuite l'haleine sur les coupes, ce qui substituait doucement l'eau à l'alcool, en même temps que par ce chauffage les coupes commençaient à se déplier ; mais je me suis aperçu que le simple frottement de la lamelle entre le pouce et l'index mouillés suffisaient pour forcer l'eau à mordre sur la surface, à condition de

ne pas essuyer ensuite la lamelle, mais seulement de la laver à l'eau ; l'inconvénient de cet état impur de la surface n'est pas pour le collage, que j'ai toujours vu réussir aussi bien, mais pour l'étalement du ruban, gêné par la forme bombée de la surface de l'eau. — Les coupes sont *déplissées* en chauffant la lame, qui porte la lamelle avec l'eau et les fragments alignés du ruban ; ces fragments s'allongent par ce déplissement, on doit en tenir compte lors de la fragmentation du ruban. Un chauffage, rapide sur une petite flamme et surveillé en passant le doigt sous la lame, m'a paru le plus avantageux : on arrive ainsi avant la dessiccation à déplisser complètement les sections de la pièce beaucoup plus rebelles que la paraffine, et il se produit sous le ruban moins de bulles provenant de l'air de la paraffine que dans un chauffage lent et prolongé. Si on chauffait jusqu'à fondre la paraffine, le collage, tant qu'il y a assez d'eau, n'en serait pas compromis, mais les coupes se déplaceraient ; ce risque disparaît par l'emploi d'une paraffine de pénétration plus fusible que la paraffine d'inclusion ; si la paraffine des coupes fond, celles-ci sont maintenues par la paraffine environnante encore solide. — En touchant le bord de la lamelle avec le bout du manche d'un scalpel, on fait écouler l'excès d'eau. On peut alors se borner à laisser l'évaporation se produire à l'air ; mais, surtout si la température est basse et si on a employé une paraffine dure, il est plus sûr de *chauffer* légèrement pour conserver à la paraffine une certaine mollesse et lui permettre d'être attirée par la capillarité contre le verre ; cette condition est très importante : par une simple dessiccation à l'air froid, des coupes faites avec une paraffine à 55° présentaient des insuccès de collage, qui n'avaient pas lieu pour des coupes d'une paraffine à 45° ; un ruban ayant été disposé et traité comme il vient d'être dit, sur la longueur d'une lame, dont une extrémité était un peu chauffée et l'autre froide, les coupes de la première extrémité ont montré un collage parfait, insuffisant pour la seconde. Lorsque l'excès d'eau est enlevé, un chauffage trop élevé empêcherait le collage, probablement parce qu'alors la paraffine après fusion forme épaisseur sous la coupe. Quelquefois, au bout de quelques minutes de dessiccation à chaud, le collage est déjà suffisant ; mais il est préférable si on craint les risques, d'attendre quelques heures. Plus tard, au moment de traiter par un dissolvant, il sera complètement inutile de fondre préalablement la paraffine, comme on le conseille : j'ai toujours omis cette pratique. — Avec les

précautions indiquées, c'est-à-dire pour des coupes bien dépliées et maintenues pour la dessiccation à une température douce, ce procédé m'a toujours complètement réussi ; je n'ai vu parfois quelques coupes se décoller que l'hiver, alors que je n'avais pas appris l'importance d'un léger chauffage pendant la dessiccation. Au contraire les coupes convenablement collées adhèrent à un point tel que je les ai vues supporter l'épreuve d'un jet d'eau tombant d'un fort robinet à une distance de 1 à 2 décim. ; si l'étendue de la surface des coupes est une condition favorable, elle n'est pas indispensable, et je possède des préparations montrant des séries complètes de coupes à peine distinguables à l'œil nu ; après avoir laissé macérer un fragment de ver, je l'ai traité et inclus comme une pièce compacte, les éléments dissociés se sont très bien maintenus en place ; ALTMANN a fait digérer des coupes ainsi fixées, sans voir le moindre déplacement des parties non attaquées ; des coupes bien étalées peuvent être impunément traitées par une solution alcoolique d'acide chlorhydrique au $\frac{1}{100^e}$ dans le but de produire l'élection de la matière colorante. Au contraire, des coupes mal étalées pourraient se décoller par agitation, et surtout ne supporteraient pas le traitement par la solution chlorhydrique, dont l'effet serait alors d'augmenter les plis. — Certains auteurs ont cru pouvoir attribuer leurs insuccès à l'emploi de fixateurs chromiques ; je n'ai pas d'observations détaillées à ce sujet, mais je ferai remarquer que le liquide chromo-nitrique avec lequel la plupart de mes pièces ont été fixées est un fixateur chromique. Je ne serais pas étonné, d'après mon expérience personnelle, que ces explications, comme d'autres semblables auxquelles je m'étais d'abord arrêté dans quelques cas d'insuccès, fussent illusoires, et que la vraie cause résidât dans le mode opératoire. En tout cas, il y a un fait : sur un grand nombre de mes préparations, dont certaines contiennent près de deux cents coupes, il n'y a pas de vides. — Je ne vois donc pas d'utilité à introduire de la *gélatine* dans l'eau, même en l'employant comme HENNEGUY au $\frac{1}{5000^e}$ avec une trace de bichromate de potasse au moment de s'en servir pour rendre insoluble, avec l'aide de la lumière, la mince couche qu'elle formera ; même à cette dose se présentent encore les inconvénients indiqués plus haut pour l'addition de substances collantes ; d'ailleurs, si le déplissement était imparfait, l'efficacité du procédé serait encore limité. — La

méthode de la simple dessiccation me paraît donc parfaite comme méthode normale de collage des coupes : sûre lorsqu'elle est bien employée, propre et n'altérant pas, élégante ; l'emploi de l'albumine étant réduit aux essais rapides.

Milieux conservateurs. — Avec des coupes assez colorées pour ne pas craindre un fort éclaircissement, les résines sont certainement le milieu conservateur le plus commode : aussi me suis-je presque toujours servi de *résine d'Ammar* (incolore, non teintée comme le Baume de Canada) dissoute dans le *xylène* ; je ne lui ai pas reconnu le prétendu inconvénient d'une fragilité plus grande. La résine doit être dissoute dans un liquide volatil, sinon elle reste indéfiniment pâteuse et la préparation est peu maniable : par exemple l'essence de bergamotte, dont j'indique plus loin la très grande commodité pour le traitement antérieur, doit être soigneusement chassée par le xylène ; par contre le chloroforme employé comme dissolvant est gênant par sa trop grande volatilité.

La *glycérine*, utile parfois parce qu'elle n'éclaircit pas d'une façon exagérée, exigé des opérations compliquées de bordure ; la *gélatine glycerinée* n'a pas cet inconvénient : Sur une goutte, déposée sur la lame et maintenue fondue par une douce chaleur, est appliquée la lamelle, qui se trouve ensuite fixée par refroidissement, quoique d'une façon moins solide qu'avec les résines ; mais j'ai dû renoncer à l'emploi de ce procédé commode, ayant reconnu que dans cette gélatine glycerinée, quoique solide, la coloration hématique disparaissait à la longue comme dans la glycérine. L'essence de *bergamotte*, extrêmement peu volatile, et se résinifiant à la longue, peut être employée pour conserver provisoirement, comme avec la glycérine, mais dans un milieu réfringent, des coupes que l'on pourrait reprendre facilement ; j'ai conservé ainsi plusieurs années des coupes, même non recouvertes, sans altération ; seulement la coloration hématique, effacée dans la bergamotte encore liquide dès les premières heures, doit être reproduite.

Milieux intermédiaires. — Pour le passage des milieux plus ou moins aqueux qui constituent les fixateurs, les colorants ou les liquides de lavage, à la paraffine et à son dissolvant, pour le passage de celui-ci aux colorants aqueux sur coupes, pour le retour au dissolvant des résines de conservation, l'eau et ces dissolvants ne se mouillant pas, l'*alcool* est l'intermédiaire presque obligé ; cependant

tout contact n'est pas absolument impossible, et l'alcool absolu n'est pas rigoureusement indispensable, le mélange pouvant se produire entre l'essence et un alcool d'un titre qui dépend non seulement de l'essence, mais aussi de la quantité relative des deux liquides.

Déshydratation. — Une pièce ou une coupe s'imbibe d'éther au sortir d'un alcool très aqueux, et de *chloroforme* dans un alcool bien inférieur à 90° ; mais ces deux dissolvants ont le grave inconvénient de ne pas indiquer par l'éclaircissement le moment de la pénétration complète ; l'essence de *cajeput* pénètre encore au sortir d'un alcool notablement inférieur à 90°, l'essence de *bergamotte* et le *toluène* d'un alcool à 90°, le *xylène* et surtout l'essence de *cèdre* ne réussiront pas toujours pour l'alcool à 95°. — Pour les pièces il n'y a pas grande complication à passer par l'alcool absolu, et cela est plus sûr. Pour éviter l'action brusque des essences, on se sert des procédés habituels, mélange à parties égales d'alcool absolu et d'essence, ou, par la méthode de GIESBRECHT, en plaçant l'alcool sur l'essence, où la pièce s'enfonce d'elle-même peu à peu, ce qui ne serait pas applicable à l'éther, plus léger que l'alcool, et au chloroforme qui laissera flotter la pièce à sa surface. Pour des fragments d'Annélides, cette imbibition, y compris le bain d'essence pure, n'exige pas en moyenne plus de $\frac{1}{2}$ heure. — Quant aux coupes, il est plus sûr d'éviter l'alcool absolu trop volatil, en traitant au sortir de l'alcool à 90 ou 95 par l'essence : le traitement direct par le *xylène* serait à la rigueur possible, soit lorsqu'on s'aperçoit, après dissolution de la paraffine et traitement par l'alcool à 95, que toute la paraffine n'a pas disparu, soit au moment du retour à l'essence après coloration des coupes, mais le *xylène* s'étale alors difficilement. Un procédé plus sûr et très commode consiste à traiter par l'essence de *bergamotte* qui prend facilement sur la lamelle en dirigeant son inclinaison pour la répandre sur toutes les coupes ; il se produit des nuages, mais l'alcool et l'eau s'évaporant bien plus vite que cette essence, on n'a qu'à abandonner à elle-même la préparation, l'éclaircissement survient bientôt, surtout si on a eu soin de verser l'excès de liquide ; cette propriété de l'essence de bergamotte est très précieuse pour éviter la surveillance et prévenir les distractions ; on sait même qu'un oubli indéfini n'aura d'autre inconvénient pour la préparation que de nécessiter une nouvelle coloration, si celle-ci était hématique.

Hydratation. — Lorsque l'essence est en faible quantité le mélange se fait bien plus facilement : ainsi, sauf pour l'essence de *cèdre*, avec des alcools inférieurs à 90 pour le *xylène*, surtout pour l'essence de *bergamotte*, encore plus pour l'essence de *cajepout*, et enfin dans une mesure bien plus étendue pour le *toluène*, le *chloroforme* et l'*éther* ; en sorte que l'alcool à 95 ou 90 peut servir pour chasser des coupes l'essence qui a servi à dissoudre la paraffine.

Lavages. — Pour les alcools forts et les essences, au lieu de se servir d'un bain permanent, il est plus commode de laver avec quelques gouttes versées d'un flacon compte-gouttes. Pour l'eau, le lavage se fait plus commodément en faisant flotter par capillarité la lamelle retournée à la surface du liquide. — L'action de l'eau sur les coupes imbibées d'alcool détermine de violents tourbillons qui pourraient altérer les coupes mal collées : on peut les éviter en faisant précéder l'eau de glycérine à cause de sa viscosité, ou plus simplement, après avoir débarrassé la lamelle de la plus grande partie de l'alcool, en la déposant brusquement à la surface de l'eau. Au contraire l'alcool chasse facilement vers le bord de la lamelle, soit l'eau, soit l'essence. — On se débarrasse de l'excès de liquide, en inclinant la lamelle et touchant par l'angle inférieur pour l'eau du papier buvard ou mieux la surface de ce liquide, pour les essences et pour l'alcool un linge ou du papier buvard ; l'alcool versé ainsi sur le doigt servira aussi à nettoyer la face libre de la lamelle, sans oublier la vérification, d'ailleurs facile par l'aspect, de sa situation.

Conclusions. — Les animaux tués par le fixateur (acide nitrique) sans *immobilisation* préalable, sauf dans certains cas, prennent ordinairement une situation convenable pour les coupes sagittales. Des *fixateurs* principaux, l'acide *nitrique* au $\frac{1}{30}$ ou au-dessus, en solution alcoolique au $\frac{1}{3}$, et l'acide chromo-nitrique, qui ne paraît guère agir que par son acide nitrique, m'ont donné de beaucoup les meilleurs résultats.

Après ce fixateur, aucune *coloration* ne m'a permis d'obtenir d'élection par la méthode directe, et, par la méthode indirecte, je n'ai eu de bons résultats que par coloration avec le carmin et décoloration par l'alcool *chlorhydrique* (alcool 70, acide à 1 $\frac{0}{0}$). D'autre part les colorations de fond les plus définissantes ont été produites par les colorants *hématisques* avec virage foncé, rendant plus visible et

tranchant mieux avec la teinte rouge brillant du carmin sur les noyaux. D'où l'emploi d'une coloration combinée : coloration hématique virée pour le fond, coloration brillante au carmin pour les noyaux. La coloration hématique et le virage devant être surveillés doivent être faits sur *coupes*, et alors mieux par des solutions *aqueuses* ; la coloration au carmin, destinée à la décoloration élective, et où par suite l'excès est plutôt désirable, se fait plus énergiquement en *masse*, ce qui en même temps rend visible la pièce dans le bloc de paraffine, sans que d'ailleurs les milieux ordinaires traversés aient effacé le carmin très stable ; ici emploi d'une solution alcoolique plus conservatrice et plus pénétrante. La décoloration partielle du carmin est plus commode en *masse*, mais pourrait être complétée sur *coupes*. Comme carmin, le *carmin boraté alcoolique* par son intensité et sa pénétration, d'où résulte assez rapidement une coloration également répartie. Comme colorant hématique, vu le virage ultérieur, une simple solution aqueuse, et mieux, il semble, en vue du virage, d'*hématoxyline* mûrie que d'hématéine. Comme vireur, le *bichromate de potasse*, qui donne un bon *virage* gris, très définissant sans opacité ; et comme *mordant* le même sel, car, s'il mordance moins énergiquement que d'autres, il ne gêne pas le virage à la teinte voulue, et ne laisse pas la coloration hématique masquer celle du carmin sur les noyaux ; très étendu (environ $\frac{1}{50}$ de la solution saturée), il achève le virage bien avant de commencer la décoloration ; la répétition du mordantage pendant la coloration hématique donne plus de rapidité. La teinte plus ou moins foncée que prend le carmin par l'alun ammoniacal de fer, utile pour une coloration simple, (outre les inconvénients pour le virage hématique), laisserait moins ressortir le noyau dans la coloration combinée. — Le *carmin d'indigo*, bleu, respectant les parties colorées par le carmin, pourra être employé sur *coupes* après traitement en masse par le *carmin* et l'alcool *chlorhydrique* ; mais la coloration est moins nette et moins définissante que dans la méthode précédente.

Pour le choix d'une *paraffine*, une variété plus fusible est indiquée pour diminuer le degré de chauffage, et rendre moins dure la pièce elle-même dans le bloc en sectionnement, tandis qu'une variété moins fusible a l'avantage d'être plus maniable malgré la chaleur de la main, de supporter pour le sectionnement une température ambiante plus élevée, et enfin de donner un ruban qui ne sera

pas perdu par le contact de la main dû aux attractions capillaires ; on peut combiner ces diverses conditions en prenant pour la *pénétration* une paraffine à 45°, et pour l'*inclusion*, durant seulement quelques minutes, une autre à 55°, ce double emploi ayant encore ce résultat heureux d'éviter le déplacement des coupes de la pièce si on vient à chauffer un peu trop pour les déplisser. La *cuisson* de la paraffine, qui diminue encore la translucidité me paraît inutile avec certains bons échantillons. La pénétration et l'inclusion se font commodément dans des *capsules* d'étain que l'on déchire ensuite, et dont les dessins du fond peuvent servir à l'orientation. Pour le chauffage, le mieux est une simple *plaque chauffante*, dont la température reste suffisamment constante le régime établi, ou est réglée par un dispositif spécial très simple.

Le *dissolvant* préférable de la paraffine, pour la pénétration comme pour le dégagement des coupes, est le *xylène*, indiquant son imbibition par l'éclaircissement, dissolvant bien la paraffine, et la faisant pénétrer assez facilement, pas assez volatil pour risquer de laisser des bulles dans la pièce.

Il est plus avantageux de coller les coupes à la *lamelle*, pour régler leur position, pour le maniement dans les réactifs, pour la comparaison sur la même lame de plusieurs séries, pour ne pas exagérer la profondeur de la coupe dans la préparation.

Le mode de *collage* de beaucoup préférable est la *dessiccation* à l'eau, procédé absolument sûr lorsqu'on a soin par une douce chaleur de maintenir la mollesse de la paraffine ainsi mieux appliquée par les actions capillaires, propre et n'altérant pas la préparation par l'introduction de matières étrangères.

Comme milieu *conservateur* : la résine d'*Ammar*, éclaircissant sans exagération, incolore, au *xylène*, assez et pas trop volatil.

Pour la *déshydratation*, en masse, avec intermédiaire de l'*alcool*. En masse, après l'alcool fort, il est plus sûr de passer par l'*alcool absolu*. Sur coupes, l'alcool fort chasse l'eau ; puis l'essence de *bergamotte* mouille l'alcool fort et s'étale facilement ; elle se débarrasse bientôt de l'alcool et de l'eau par leur évaporation. — Pour l'*hydratation* des coupes, l'*alcool* fort chasse facilement les essences.

De cette discussion résulte l'adoption de la série suivante d'opérations : Fixer par la solution alcoolique ($\frac{1}{3}$) d'ac. nitrique ($-\frac{1}{30}$ ou plus) ou chromo-nitrique : 2 h. ou plus. — Alcool 70, alc. fort. — Colorer en masse : carmin boraté alcoolique : $\frac{1}{2}$ à 1 j. — Solution alcoolique 70 d'ac. chlorhydrique à 1 %, jusqu'à ce qu'il ne se produise presque plus de nuage coloré. — Alcool 70, alc. fort. —

Alcool absolu. — Mélange à parties égales d'alc. absolu et de xylène : $\frac{1}{4}$ h. — Xylène pur, jusqu'à éclaircissement : $\frac{1}{4}$ h. ou plus. — Y dissoudre paraffine 45°, d'abord à froid, puis progressivement jusqu'à 45°. — Transporter dans un bain de paraff. 45°, dans une capsule d'étain, sur une plaque chauffante, à une place telle qu'il reste d'un côté du bain un peu de paraffine solide : 1 h. à plusieurs h. suivant les pièces. — Glisser progressivement cette capsule jusqu'au niveau de la capsule à bain de paraff. 55°. — Transporter dans le bain de paraff. 55°, orienter par ex. avec les dessins du fond ; (ou, pour les objets très petits, antérieurement entre les traitements par l'alcool absolu et par le xylène : cèdre, orienter avec les lignes du fond sur une mince couche de collodion, la pièce imbibée de cèdre, puis xylène) ; laisser quelques minutes dans le bain de paraffine 55°. — Injecter de l'eau froide sous la capsule ; la transporter sur l'eau froide ; souffler sur la surface, puis sur la pellicule assez épaisse verser de l'eau froide ; enfoncer dans l'eau.

Tailler le bloc d'après la pièce vue à travers la surface inférieure un peu grattée, ou d'après les empreintes de cette surface : les bords supérieurs et inférieurs bien parallèles, l'un des bords latéraux oblique. Coller le bloc à la paraffine sur la pièce mobile du micro-tome. — Sectionner au $\frac{1}{150}$ m/m, en tenant par une extrémité le ruban soulevé (mettre un peu de paraffine très molle à la face supérieure du bloc si les sections n'adhèrent pas bien) ; disposer le ruban sur une feuille de papier.

Chercher à la loupe les parties du ruban portant dans les coupes le bourgeon ; indiquer la fragmentation à une dimension notablement plus petite que la lamelle. — Fixer la lamelle à une lame par une gouttelette d'eau ; verser de l'eau sur la lamelle (la frottant entre le pouce et l'index, puis la lavant, si l'eau ne s'étale pas bien). — Couper successivement chaque fragment ; le retourner bout pour bout, en contrôlant par la direction des dents du ruban. — Passer la lame sur une flamme avec précaution et surveillant la

température avec le doigt sous la lame, jusqu'à déplissement complet même dans les coupes des pièces. — Avec un bout de manche plat faire écouler sur un côté l'excès d'eau. — Dessécher en chauffant légèrement, mieux pendant quelques heures.

La lamelle tenue entre les doigts, l'inonder de gouttes de xylène, renouvelé, déversé par le contact d'un coin. Chasser l'excès avec des gouttes d'alcool 95; déverser l'excès sur le doigt pour nettoyer l'autre face. — Déposer brusquement à la surface d'un bain d'eau. — (Reprendre par alcool, puis bergamotte, si on s'aperçoit de la persistance d'une pellicule de paraffine, puis de même). — Avec une pince, déposer la lamelle à la surface de la solution étendue (quelques gouttes de solution concentrée dans un verre de montre) de bichromate de potasse : quelques minutes. — Laver à l'eau en déposant à la surface d'un bain. — Déposer à la surface de la solution aqueuse d'hématoxyline. — Laver en déposant sur l'eau. — Virer en déposant à la surface du bain de bichromate : $\frac{1}{4}$ h. à $\frac{1}{2}$ h. — Répéter ces deux opérations alternées, ou prolonger le bain d'hématoxyline avant le virage, jusqu'à coloration suffisante, contrôlée au microscope en renversant la lamelle sur une lame. — Laver sur l'eau, où la lamelle peut rester sans inconvénient assez longtemps.

Chasser l'eau avec des gouttes d'alcool 95; déverser l'excès par un coin dépassant le bord de la lame. — Verser des gouttes d'essence de bergamotte, en inclinant pour la répandre sur toutes les coupes; verser l'excès par un coin; attendre quelques minutes; vérifier l'éclaircissement ou mieux contrôler au microscope. — Chasser la bergamotte par des gouttes de xylène, en attendant un peu, puis répétant; chasser l'excès de xylène par un coin. — Placer la lamelle retournée, en orientant la position du bourgeon, sur une goutte de résine d'Ammar déposée sur la lame.

*
* *

En somme, on peut arriver à une technique assez satisfaisante, sauf sur deux points : 1^o la fixation, encore trop brutale, lorsqu'elle n'est pas très mauvaise; 2^o les réactifs caractéristiques, les colorants, qui ne servent guère qu'à donner de la visibilité, et sont très infidèles au point de vue de la composition, dont en outre l'altération par les fixateurs est loin d'être connue avec précision.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Conditions et Effets de la Régénération.

Lombrics.

1742. — De RÉAUMUR et Ch. BONNET. — Lettres : Œuvres d'Histoire naturelle et de Philosophie (Ch. Bonnet), 1779, I, p. 245, III, p. 248.
1742. — De RÉAUMUR. — Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes, VI, Préface (Paris), 1742.
1745. — Ch. BONNET. — Traité d'insectologie ; II^e partie : Observations sur quelques espèces de vers d'eau douce, qui, coupés par morceaux, deviennent autant d'animaux complets. (Paris), 1745. (Appendice sur les Lombrics).
1747. — GINANNI. — Lettere intorno alla recente scoperta degl'Insetti che si moltiplicano mediante le sezioni de' loro corpi. *Raccolta d'opuscoli scientifici e filologici* (Angelo Calogierà) XXXVII (Venezia), 1747, p. 255.
1758. — VANDELLI. — Vandellii Domenici Dissertationes tres. (Patavii), 1758. Diss. III : De vermium seu Lumbricorum terre reproductione.
1766. — L. SPALLANZANI. — Lettre à Ch. Bonnet, 21 septembre 1766 : Œuvres d'Histoire naturelle et de Philosophie (Ch. Bonnet), III. Considérations sur les corps organisés, p. 225.
1768. — L. SPALLANZANI. — Prodromo di un opera da imprimeresi sopra le riproduzioni animali. (Modena), 1768 ; traduction française (Genève), 1768. Chap. II : Reproduction du ver de terre.
1771. — O. FR. MÜLLER. — Von Würmern des süßen und salzigen Wassers (Kopenhagen), 1771.
1773. — O. FR. MÜLLER. — Vermium terrestrium et fluviatilium historia, 1773.
1775. — VALMONT DE BOMARE. — Dictionnaire raisonné universel d'histoire naturelle. Edition de 1775. Article : ver de terre, p. 421.
1820. — JUL. LEO. — De structura Lumbrici terrestris. Diss. (Königsberg), 1820.
1824. — SAN GIOVANNI. — Über die Reproduction des Regenwurms. *Notizen aus dem Gebiete der Natur und Heilkunde von Froriep*, VII, 1824, p. 230-1.
1827. — L.-A.-G. BOSCH. — Hist. nat. d. Vers, 1827, I, p. 128 et 245.

1828. — A. DUGÈS. — Recherches sur la Circulation, la Respiration et la Reproduction des Annélides abranches. *Ann. Sc. Nat.*, XV, 1828, p. 316, etc.
1829. — C.-F.-A. MORREN. — De historia naturali Lumbrici terrestris. *Ann. Acad. Gandavensis*, 1829.
1851. — TH. WIALLIAMS. — Report of the British Annelids. *Rep. of the British Assoc. for the advanc. of Sc.*, 1851, p. 247.
1855. — G. NEWPORT. — On the reproduction of lost parts in Earthworms. *Proc. Linn. Soc.*, II, 1855, p. 256.
1865. — DE QUATREFAGES. — Hist. natur. des Annelés. (Paris), 1865, p. 124.
1868. — LESSONA. — Sulla riproduzione delle parti in molti Animali. *Atti Soc. Ital. Sc. Nat.* (Milano), XI, 1868.
1869. — BAUDELLOT. — De la régénération de l'extrémité céphalique chez le Lumbric terrestre. *Bull. Soc. Sc. Natur. Strasbourg*, 1869, p. 54-57.
- 1882-85. — R. HORST. — Het herstellingsvermogen der Dieren. *Tijd. Nederl. dierk. Ver.* VI, DL., 1882-85, p. 35-55.
- 1885-87. — R. HORST. — Over het herstellingsvermogen van Lumbricus, *id.* (2), I, DL., 1885-87, p. XXXII.
1885. — Adèle FIELDE. — Observations on Tenacity of Life and Regeneration of excised parts in Lumbricus terrestris. *Proc. Acad. N. Sc. Philadelphia*, 1885, p. 20-22.
1895. — E. JOEST (Bericht. v. KORSCHOLT). — Transplantationsversuche an Regenwürmern. *Sitz. Ber. Ges. Naturw. Marburg*, déc. 1895, n° 2, p. 9-19.
1895. — T.-H. MORGAN. — A study of metamerism. *Q. J. Micr. Sc.*, XXXVII, 1895, p. 395.
1896. — K. HESCHELER. — Über Regenerationsvorgänge bei Lumbriciden. *Jenaisch. Zeitschr.* XXX, 1896, p. 177-290, 2 pl.
1896. — H. RIEVEL. — Die Regeneration des Vorderdarmes und Enddarmes bei einigen Anneliden. *Zeitschr. f. w. Zool.*, LXII, 1896, p. 289-344. 3 pl., 1 f.
1897. — A. MICHEL. — Recherches sur la Régénération chez les Annélides. *Soc. Biol.* 20 et 27 mars, 3 et 10 av., 1^{er} mai 1897.
1897. — K. HESCHELER. — Weitere Beobachtungen über Regeneration und Selbstamputation bei Regenwürmern. *Vierteljahrsschr. Naturforsch. Ges.* (Zürich), XLII, 1897, p. 54-64.
1897. — E. KORSCHOLT. — Über das Regenerationsvermögen der Regenwürmer. *Sitz. Ber. Ges. Naturw. Marburg*, 10 août 1897, p. 72-105.
1897. — T. H. MORGAN. — Regeneration in Allolobophora foetida. *Archiv. f. Entwicklungsmechanik*, V, 1897, p. 570-86, pl. VIII,
1897. — E. JOEST. — Transplantationsversuche an Lumbriciden. *Archiv. f. Entwicklungsmechanik*, V, 1897, p. 419-569, pl. VI, VII; spécialement Appendice : Doppelmissbildungen bei Lumbriciden, p. 523-41.

Limicoles (Bibliographie réduite).

1745. — Ch. BONNET. — Traité d'Insectologie; II^e partie: Observations sur quelques espèces de vers d'eau douce, qui, coupés par morceaux, deviennent autant d'animaux complets. (Paris), 1745.
1855. — J. D'UDEKEM. — Histoire naturelle du Tubifex des ruisseaux. *Mém. couronnés et Mém. des Savants étrang. publ. par l'Académie roy. de Belgique*, XXVI, 1855, p. 32.
1883. — G. BÜLOW. — Über Theilungs und Regenerationsvorgänge bei Würmern (*Lumbriculus variegatus*). *Arch. f. Naturgesch.*, XLIX, 1883, p. 1-96.

Régénération céphalique des Polychètes (1). (La plupart des cas sont relatifs à des observations de régénérations naturelles; quelques-uns, obtenus expérimentalement, sont désignés spécialement. Exp.).

Sabella pavonina (*Amphitrite versilabrum*).

DALYELL. Powers of the creator displayed in the creation, etc. (London), 1853, II, p. 231, pl. XXX, f. 9 et 10.

GRUBE. Mittheil. üb. St-Vaast. *Abhandl. der Schles. Ges.*, 1868-69 (Breslau), p. 109.

DE ST-JOSEPH. Annél. polych. d. côtes d. Dinard. *Ann. Sc. Nat.* (7), XVII, p. 283-4.

Potamilla Torelli.

DE ST-JOSEPH. *Loc. cit.*, XVII, p. 298.

Branchiomma (pas de nouveaux anneaux, mais régénération d'un cerveau et de deux branchies).

SOULIER. Quelques points d. Anat. d. Annél. tubic. d. Cette, 1891 (Montpellier), p. 46.

Chætopterus variopedatus.

JOYEUX-LAFFUË. Etude monographique des Chætoptères. *Arch. Zool. Exp.* (2), VIII, 1890, p. 334.

Polydora quadrilobata.

R. JACOBI. Anat. histol. Untersuch. der Polydoren der Kiel Bucht. Inaugur. Diss. (Weissenfels), 1883, p. 30.

Polydora Giardi.

F. MESNIL. Etudes d. Morph. ext. ch. Annélides. *Bull. Sc.*, 1896, p. 201.

Polydora armata.

F. MESNIL. *Loc. cit.*, p. 209.

Exp. *Nerine cirratulus*.

F. MESNIL. *Loc. cit.*, p. 271.

Pygospio elegans.

F. MESNIL. *Loc. cit.*, p. 271.

(1) En partie d'après la liste de ST-JOSEPH. Annél. Polychètes d. côtes d. Dinard. *Ann. Sc. Nat.* (7), I, p. 135.

Spiophanes bombyx (avec tête anormale, fig. 1).

A. MICHEL.

Spio lœvicornis Rathke.

BOBRETZKY. Rech. zool. s. l. côtes d. l. mer Noire. *Mémoires Soc. Natistes d. Kiew*, 1870, I, p. 1-18 (en russe).

Exp. *Cirratulus*.

A. MICHEL.

Heterocirrus viridis.

M. CAULLERY et F. MESNIL. *Zool. Anz.* n° 544, 1897.

Dodecaceria concharum.

M. CAULLERY et F. MESNIL. *Loc. cit.*, fig.

Lycaretus neocephalicus.

KINBERG. Om regeneration af hufvudet och de främre segmenterna hos en annulat. *Öfversigt K. Vet. Akad. Förhandlingar*. (Stockholm), 1867, p. 53-57.

Diopatra uncinifera.

De QUATREFAGES. *Hist. nat. d. Annelés*. (Paris), 1865, I, p. 342.

Diopatra fragilis.

EHLERS. Die Neubildung des Kopfes und des vorderen Körperteiles bei polychœten Anneliden. (Erlangen), 1869.

Nephthys } CLAPARÈDE. *Annélides Chétop. du golfe de Naples*, p. 30 =
Eteone . . } *Mém. Soc. Phys. et Hist. Nat. Genève*, XIX, 1867-68, p. 340.

Eulalia macroceros.

De ST-JOSEPH. *Loc. cit.*, V, p. 302.

Syllis (Typosyllis) variegata.

LANGERHANS. *Nova acta Acad. L. C.*, XLII, 1879 (1881), p. 102, pl. I, f. 6. — (double tête).

De ST-JOSEPH. *Loc. cit.*, I, p. 147.

Exp. *Syllis (Typosyllis) hyalina*.

MALAQUIN. *Recherch. s. l. Syllidiens* (Lille), 1893, p. 366, pl. X, f. 23.

Exp. *Syllis prolifera*.

De ST-JOSEPH. *Loc. cit.*, I, p. 150.

G. PRUVOT. *Assoc. franç. p. avanc. d. Sc.*, XIX^e session, Limoges, 1890, II^e partie, p. 521.

Syllis alternosetosa.

De ST-JOSEPH. *Loc. cit.*, I, p. 154, pl. VII, f. 19.

Syllis gracilis.

De ST-JOSEPH. *Loc. cit.*, XX, p. 191.

Ehlersia rosea.

LANGERHANS. *Wurmfauna von Madeira. Zeitschr. f. w. Zool.*, XXXII, p. 538.

Odontosyllis fulgurans.

De ST-JOSEPH. *Loc. cit.*, I, p. 176.

Opisthosyllis brumea.

LANGERHANS. *Loc. cit.*, p. 542.

Autolytus longeferiens.

MALAQUIN. *Loc. cit.*, p. , pl. , f.

Bifurcation et Bourgeonnement latéral (1).

Syllis ramosa.

Mc INTOSH. Report 49 Meet. Brit. Assoc. Adv. Sc., 1879, p. 372-5. pl. — *Journ. Linn. Soc. London Zool.*, IV, 1879, p. 270-4. pl. — *Challenger Rep.*, 1885, p. 198, pl. XXXI.

A. OKA. *Zool. Magaz.* (Tokio), VII, p. 117-120 4 f. *Zool. Anz.*, 2 Déc. 1895, p. 462-4.

1° Tête (Les régénérations expérimentales sont désignées spécialement Exp.).

Allolobophora longa.

H. FRIEND. *Science Gossip*, 1892, p. 161, f.

Exp. *All. fetida* (bouche supplémentaire latérale sur un bourgeon).

T.-H. MORGAN. *Archiv. f. Entwicklungsmechanik*, V, 1897, pl. VIII.

Exp. *All. terrestris*.

E. KORSCHULT. *Sitz. Ber. Ges. Naturw. Marburg*, 1897, p. 81.

E. JOEST. *Arch. f. Entwicklungsmechanik*, V, 1897, pl. VII, f. 19.

Exp. *Lombrics* (Diverses régénérations de têtes, même 2, au point de soudure de parties transplantées; et aussi effets directs de transplantations).

E. JOEST. *Loc. cit.*, p. VI, VII.

Exp. *Lumbriculus*.

Ch. BONNET. *Traité d'Insectologie*, Obs. XX, pl. I, f. 15-16. = *Œuvres d'hist. nat. et de Philosophie*, I.

Dodecaceria concharum (Tête et queue à l'extrémité antérieure).

M. CAULLERY et F. MESNIL. *Zool. Anz*, n° 544, 1897, fig.

Typosyllis variegata.

P. LANGERHANS. *Nova Acta Acad. L. C.*, XLII, 1879 (1881), p. 402, pl. I, f. 6.

2° Queue.

Lombrics.

W. B. BENHAM (cité par Bateson).

BREESE. *West Kent. Nat. Hist. Soc.*, 1871.

R. BROOM. *Trans. Nat. Hist. Soc. Glasgow*, 1888, p. 203-6.

A. COLLIN. *Naturw. Wochenschr.*, VI, 1891, p. 113-5.

FOSTER. *Hull. Sc. Club.*, 1891. *Leeds Mercury*.

FRIEND. *Science Gossip*, 1892, p. 108.

C.-D. MARSH. *Amer. Natist*, XXIV, 1890, p. 373.

F. SCHMIDT. *Sitzungsber. Nat. Ges. Dorpat*, VIII, 1887, p. 146-7.

W. THOMPSON. *Zool.*, XI, p. 4001.

X. *Catal. Terat. Mus. Coll. Surgeons* (London), 1872, n° 20.

(1) En partie d'après les listes de : A. COLLIN. *Naturwiss. Wochenschrift*, VI, 1891, p. 113-5; E.-A. ANDREWS. *Amer. Natist*, XXVI, 1892, p. 725-33, pl. XXI figurant plusieurs cas; H. FRIEND. *Nature*, XLVII, 1893, p. 316-7; W. BATESON. *Materials for the study of Variation*, 1894.

E. JOEST (Diverses régénérations de queues au point de soudure de parties transplantées ; et aussi effets directs de transplantations). *Loc. cit.*

Lumbricus terrestris.

- J. Jeffrey BELL. *Ann. a. Mag. Nat. Hist.* (5), XVI, 1885, p. 475-77, f.
 FITCH. *Eighth Rep. Insects State New-York*, 1865. Append., p. 204-9.
 R. HORST (1). *Tijdsch. Ned. Dierk. Ver.* (2), Dl. I, 1885-87, p. XXXII. — *Notes Leyd. Mus.*, VIII, 1886, p. 42.
 Ch. ROBERTSON. *Q. J. Micr. Sc.*, VII, 1867, p. 157-8, f.
 C.-H. WILLIAMSON. *Ann. a. Mag. Nat. Hist.* (6), XIII, 1894, p. 217-25, pl. X.

Allolobophora fetida.

- E.-A. ANDREWS. *Q. J. Micr. Sc.*, XXVI, 1894, p. 435-60, pl. 32 ; pl. 33, f. 10. — (La branche latérale sans tube digestif).
 J. Jeffrey BELL. *Ann. a. Mag. Nat. Hist.* (5), XVI, 1885, p. 475-77, f.
 R. SERVICE. *Zoolist.* (3), XVIII, p. 271. — *Ann. Scott. Nat. Hist.*, 1894, p. 185.
 T.-H. MORGAN. *Archiv. f. Entwicklungsmechanik*, V. 1897, f. 1, 17, 21. Exp.

Allolobophora longa.

- R. HORST (1). *Tijdsch. Ned. Dierk. Ver.* (2), Dl. III, 1890-2, p. LXXXV.

Acanthodrilus.

- T.-W. KIRK. *Trans. N. Zeal. Inst.*, XIX, pl. 64, pl. VI.

Tubifex Bonneti (Scenuris variegata).

- E. GRUBE. *Arch. f. Naturgesch.*, X, 1844, p. 200.

Lumbriculus variegatus.

- C. BÜLOW. *Arch. f. Naturgesch.*, XLIX, 1883, p. 94.
 CORI. *Lotus* (Neue Folge), XIV, 1894, p. 1-6, f.

Ctenodrilus monostylos.

- ZEPPELIN. *Zeitsch. f. w. Zool.*, XXXIX, 1883, p. 621, pl. 36, f. 18, 19.

Branchiomma.

- BRUNOTTE. *Trav. Stat. Zool. Cette*, 1888, p. 8.
 SOULIER. Quelques points d. l'Anat. d. Annél. tubic. d. Cette, 1891 (Montpellier), p. 46.

Myxicola Dinardensis.

- De ST-JOSEPH. *Ann. Polych. d. côtes de Dinard. Ann. Sc. Nat.* (7), XVII, p. 327, pl. XVII, f. 357.

Salmacina incrustans.

- CLAPARÈDE. Annél. Chétop. d. golfe de Naples, p. 436, Pl. XXX, f. 5 F. — *Mém. Soc. Phys. et d'Hist. Nat. Genève*, XX, 1869-70, p. 177, pl. XXX, f. 5 F.

Nereis pelagica.

- J. Jeffrey BELL. *Proc. Zool. Soc. London*, 1887, p. 3.

Syllis alternosetosa.

- De ST-JOSEPH. *Loc. cit.*, XX, p. 187, pl. XI, f. 1.

Autolytus Smittiae.

- MALAQUIN. *Rech. s. Syllidiens* (Lille), 1893, p. 352, pl. XI, f. 15, 16.

(1) Je dois à l'obligeance de M. HORST la rectification de sa bibliographie, embrouillée par les auteurs.

Procerœa tardigrada.

E.-A. ANDREWS. *Proc. U. S. Nat. Mus.*, XIV, 1891, p. 283. — *Amer Natist*, XXVI, 1892, p. 729, pl. XXI.

Podarke obscura.

E.-A. ANDREWS. *Q. J. Micr. Sc.*, XXXVI, 1894, p. 435-60, pl. 33-34.

3° Formation de nombreux segments intercalaires seulement sur la face ventrale : *All. fætida*. E. JOEST. *Archiv. f. Entwicklungsmechanik*, V 1897, pl. VII, f. 18.

• Anomalies métamériques.

En général.

1892. — C.-J. CORI. — Über Anomalien der Segmentierung bei Anneliden und deren Bedeutung für die Theorie der Metamerie. — *Zeitsch. f. w. Zool.*, LIV, 1892, p. 569-78.

1892. — De ST-JOSEPH. — Sur la croissance asymétrique chez les Annélides Polychètes. *Acad. Sc.*, CXV, 1892, p. 887-90.

1892. — T.-H. MORGAN. — Spiral modification of Metamerism. *Journ. Morph.* (Boston), VII, 1892, p. 245-51.

1893. — Florence BUCHANAN. — Peculiarities in the segmentation of certain Polychætes. *Q. J. Micr. Sc.*, XXXIV, 1892-93, p. 529-44, pl. XLII.

1895. — T.-H. MORGAN. — A study of Metamerism. *Q. J. Micr. Sc.*, XXXVII, 1895, p. 395.

Demi-segments intercalaires. Voir bourgeonnement latéral 3°. E. JOEST.

Divers cas anormaux surtout dans le nombre et la position des organes et des pores génitaux, notamment chez des Lombrics (1) :

Allolobophora (avec 7 paires d'ovaires).

M.-F. WOODWARD. *Proc. Zool. Soc. London*, II, 1892, p. 184-8.

Lumbricus herculeus.

W. Blaxland BENHAM. *Ann. Nat. Hist.* (6), VII, 1891, p. 256-8.

Microchaeta Rappi.

W. Blaxland BENHAM. *Q. J. Micr. Sc.*, XXVI, 1885-86.

Perichaeta Forbesi.

BEDDARD. *Proc. Zool. Soc.*, 1890, p. 65.

Perionyx excavatus.

BEDDARD. *Proc. Zool. Soc.*, 1886, p. 308.

?

MICHAELSEN. *Jahrb. Hamburg. wiss. Anat.*, VIII.

(1) En partie d'après BENHAM.

Développement.

- 1876-77. — SEMPER. — Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere. Chap.: Die Knospung der Naiden. *Arbeiten Zool. Inst. Würzburg*, III, 1876-77, pl.
1882. — J. v. KENNEL. — Über *Ctenodrilus pardalis*. *Arbeiten Zool. Inst. Würzburg*, V, 1882, p. 404-20, pl. XVI.
1883. — C. BÜLOW. — Die Keimschichten des wachsenden Schwanzendes bei *Lumbriculus variegatus*. *Zeitschr. f. w. Zool.*, XXXIX, 1883, p. 69-96.
1886. — EMERY. — La Régénération des segments postérieurs du corps chez quelques Annélides Polychètes. *Arch. ital. Biol.*, VII, 1886, p. 395-403.
1890. — G. PRUVOT. — Sur la Régénération des parties amputées comparée à la Stolonisation normale chez les Syllidés. *Assoc. franç. Avanc. Sc.*, XIX^e session, Limoges, 1890, II^e partie, p. 521.
1892. — Harriett RANDOLPH. — The regeneration of the tail in *Lumbriculus*. *Journ. Morphol.* (Boston), VII, 1892, p. 317-44.
1893. — A. MALAQUIN. — Recherches sur les Syllidiens (Lille), 1893, p. 367-75 pl. XI, f. 17-28 ; pl. XII, f. 4-5, 8-11.
1893. — FR. v. WAGNER. — Bemerkungen über das Verhältniss von Ontogenie und Regeneration. *Biol. Centralbl.*, XIII, 1893, p. 287-96.
1895. — N.-N. MAKAROW. — (*Sect. Zool. Soc. imp. Amis Sc. Nat., Anthr., Ethnogr.* ; séance d. 26 fév. (10 mars) 1895) en russe. — Analyse : *Zool. Anz.*, 1895, p. 195.
1895. — B. FRIEDLÄNDER. — Über die Regeneration herausgeschnittener Theile des Centralnervensystems von Regenwürmern. *Zeitschr. f. w. Zool.*, LX, 1895, p. 249-80, pl.
1896. — H. RIEVEL. — Die Regeneration des Vorderdarmes und Enddarmes bei einigen Anneliden. *Zeitschr. f. w. Zool.*, LXII, 1896, p. 289-341, 3 pl., 1 f.
1896. — A. MICHEL. — Sur l'origine du bourgeon de régénération chez les Annélides. *Acad. Sc.*, 7 déc. 1896.
1896. — A. MICHEL. — Sur la différenciation du bourgeon de régénération chez les Annélides. *Acad. Sc.*, 14 déc. 1896.
1896. — P. HEPKE. — Zur Regeneration der Naiden. *Zool. Anz.*, 28 déc. 1896.
1897. — FR. v. WAGNER. — Zwei Worte zur Kenntnis der Regeneration des Vorderdarmes bei *Lumbriculus*. *Zool. Anz.*, 15 mars 1897, p. 69-70.
1897. — A. MICHEL. — De la formation de l'anus dans la Régénération caudale des Annélides. *Soc. Biol.*, 10 juill. 1897.
1897. — A. MICHEL. — Sur l'origine ectodermique du bourgeon de Régénération caudale des Annélides. *Soc. Biol.*, 17 juill. 1897.
1897. — P. HEPKE. — Über histo. und organogenetische Vorgänge bei den Regenerationsprocessen der Naiden. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* LXIII 1897 p. 263-91, pl. XIV, XV.

1897. — M. von BOCK. — Über die Knospung von *Choetogaster diaphanus*. *Jenaische Zeitsch.*, XXXI, p. 105-52, pl. VII-VIII, 5 septembre 1897.
1898. — A. MICHEL. — Sur l'origine des bulbes sétigères et des néphridies des Annélides. *Acad. Sc.*, 3 janv. 1898.
1898. — A. MICHEL. — Sur la bande germinale et le mésenchyme du bourgeon de régénération caudale des Annélides. *Soc. Biol.*, 19 fév. 1898.
1898. — A. MICHEL. — Connexions et Limites entre les ébauches embryonnaires. *Soc. Biol.*, 26 fév. 1898.
1898. — A. MICHEL. — Sur la métamérisation du bourgeon de régénération caudale des Annélides. *Soc. Biol.*, 5 mars 1898.
1898. — K. HESCHELER. — Über Regenerationsvorgänge bei Lumbriciden. II. Histo- u. organogenetische Untersuch. *Jenaische Zeitschr.* XXXI, p. 521-604, pl. XXI-XXVI, 10 mars 1898.
1898. — A. MICHEL. — Pygidium et cirres du bourgeon de régénération caudale des Annélides. *Soc. Biol.*, 12 mars 1898.
1898. — A. MICHEL. — Sur l'origine des vaisseaux dans le bourgeon de régénération caudale des Annélides. *Soc. Biol.*, 19 mars 1898.
1898. — A. MICHEL. — Sur l'origine du système nerveux dans le bourgeon de régénération caudale des Annélides. *Soc. Biol.*, 26 mars 1898.
1898. — A. MICHEL. — Sur l'origine des néphridies chez les Annélides. *Soc. Biol.*, 2 avril 1898.
1898. — A. MICHEL. — Sur l'origine des corps sétigères dans le bourgeon de régénération caudale des Annélides. *Soc. Biol.*, 23 avril 1898.
1898. — A. MICHEL. — Sur la première origine et le développement des Néphridies des Annélides, et sur le parallélisme des Ontogénies embryonnaire et régénérative. *Compt. Rend. Acad. Sc.*, 20 Juin 1898.
-

EXPLICATION DES PLANCHES

Les dessins ont été exécutés, à l'aide de la chambre claire, avec l'obj. apochromatique de Zeiss 2 m/m (immersion homogène) et avec l'oculaire compensateur 4 d'où le grossissement 350, sauf 1 et 17 avec l'oculaire compensateur 2 d'où le grossissement 175 ; la valeur du $1/10 \text{ m}/\text{m}$ a d'ailleurs été indiquée sur les planches.

Allolobophora foetida

Planche I. — Fig. 1. — Coupe sagittale médiane de la partie ventrale de la cicatrice.

Poussée de l'ectoderme notamment vers le névraxe ancien, contre et autour de lui. Déjà quelques grandes cellules à gros nucléole.

Fig. 2. — Coupe sagittale médiane de la partie ventrale de la cicatrice.

Accolement avec raccord inégal de l'épiderme et de l'épithélium intestinal cilié, précisant la position de leur limite. D'où prolifération nettement ectodermique. Grandes cellules contre le névraxe ancien.

Fig. 3, 4, 5. — Coupe sagittale de la partie ventrale du bourrelet : 3 médiane, 4 et 5 médiane et latérale d'une autre pièce.

Epithélium nouveau indifférent. Masse profonde de grandes cellules, entre les traînées, contre le névraxe et autour de lui (3). Cette masse en s'accroissant écarte les prolongements des cellules épidermiques et les rabat de chaque côté ; d'où, vers le sommet une ligne de divergence (4, 5) et au même point une discordance limitant la masse profonde. Prolongements des cellules de la masse : dans le plan médian (4) suivant l'axe du bourgeon, commençant à délimiter (gauche) le névraxe, et (droite) la masse profonde ; dans un plan latéral (5) contre le bord ventral (g.) par disparition du névraxe sur le côté.

Fig. 6. — Coupe transversale de la partie ventrale d'un bourrelet.

Ectoderme non limité en profondeur, avec longs prolongements et cuticule déjà assez épaisse ; limite nette contre l'épithélium intestinal. Masse profonde de la bande germinale, et mésenchyme lacuneux, mal distincts l'un de l'autre. Masse profonde commençant à se différencier, en névraxe avec section du cordon fibrillaire, et profondément et sur les côtés en

mésoderme. Éléments fusiformes de diverses directions, futures fibres musculaires et commençant la délimitation de l'épiderme, et du névraxe, même par rapport à l'épiderme. Sur les côtés envahissement d'éléocytes anciens.

Fig. 7. — Coupe sagittale latérale de la partie ventrale du bourgeon.

Dans ce champ latéral, ectoderme nouveau (dr.) mal délimité, épithélium intestinal (g.), bien délimité, par rapport à la masse profonde. Celle-ci se différencie en bande mésodermique (dr) dans la bande germinale, et en mésenchyme lacuneux (g.). Vers la base du bourgeon, clivage de la bande mésodermique en sacs coelomiques. Au sommet, filaments épidermiques inclinés vers l'extrémité de la bande mésodermique, et limitant le pygidium virtuel. Cuticule assez épaisse.

Pl. II. — Fig. 8, 9, 10. — Coupes sagittales de la partie ventrale du bourgeon : 8 médiane, 9 semi-latérale, 10 latérale.

Trainée épidermique raccordée avec le névraxe (8). Sur les côtés (9, 10), masse profonde à grandes cellules, séparée par des filaments de disposition pennée, en névraxe (g.) et bande mésodermique clivée en sacs coelomiques (9). Mésenchyme lacuneux refoulé contre l'intestin par le développement de la bande germinale. Cuticule assez épaisse.

Fig. 11, 12. — Coupes frontales de la partie ventrale du bourgeon : 11 au-dessous de l'intestin, 12 à son niveau.

Sacs coelomiques envahissant vers le dos contre l'intestin (12, dr.), et refoulant le mésenchyme latéralement (12, g.). Du mésenchyme englobé entre les sacs régularise ses lacunes en vaisseaux : médian ventral (11), transverses dans les cloisons (11, 12). Ces sinus sont bordés de filaments des cloisons, certains s'infléchissant soit longitudinalement, soit vers une cloison voisine, soit d'un côté à l'autre.

Pl. III. — Fig. 13, 14, 15. — Coupes sagittales de la partie ventrale du bourgeon : 13 médiane, 14 un peu, 15 un peu plus vers le côté.

Sur la ligne médiane (13), la délimitation est complète entre le névraxe et le mésoderme, alors qu'elle n'existe encore ni entre eux sur les côtés du névraxe (14, 15), ni ventralement avec l'épiderme (13, 14, 15) malgré les ébauches d'éléments musculaires supplémentaires sous-nerviens. Alors, malgré son origine profonde, le névraxe apparaît, dans le plan médian (13), comme partie d'un ectoderme épais, avec une basale et une couche musculaire circulaire en continuité avec celles de l'entoderme. L'absence de délimitation sur les côtés du névraxe est due à la préparation de diverticules coelomiques sous-nerviens : des filaments traversent le névraxe (14) et le divisent en amas ; puis, sur les côtés du névraxe (15), s'écartent en prolongements des cloisons laissant passer ces diverticules ; vers la

base du bourgeon (13) ceux-ci joints arrivent à isoler complètement le névraxe. Encore plus sur le côté (15 au sommet), une délimitation plus nette de l'ectoderme réapparaît par le faisceau musculaire longitudinal ventral. L'entoderme est bien limité par rapport à la masse profonde (13, 14, 15). Le névraxe à son sommet se perd avec l'épiderme dans l'ectoderme (13) ; à sa face dorsale, cordon fibrillaire médian (13). Clivage coelomique au sommet de la bande mésodermique (14, 15) ; dans le plan médian (13), sacs coelomiques étroits, fusionnés dans chaque paire, à cloisons plus minces que sur les côtés (14, 15). Mésenchyme lacuneux refoulé vers l'intestin, n'existant plus guère (dans cette partie ventrale du bourgeon) que dans le plan médian (13), où les lacunes se régularisent en vaisseau ventral, et dans les cloisons où elles ont formé des vaisseaux annulaires saillants à la face antérieure des cloisons (14, 15). Le faisceau ventral se perd au sommet dans la masse profonde mal délimitée (15). Le pygidium est représenté virtuellement par la calotte épidermique limitée par la ligne de divergence de filaments inclinés vers le sommet mésodermique (13, 14), et les faisceaux circulaires un peu plus épais (13, 14, 15), forment le sphincter pygidial (anal). Cuticule assez épaisse. Élécocytes anciens dans les sacs coelomiques les moins jeunes (13, 15). Amitose (?) dans la couche musculaire sous-épidermique vers le sommet (13).

Pl. IV. — Fig. 16. — Coupe sagittale du même bourgeon suivant la paroi latérale.

(Le contour inférieur est oblique de la partie ventrale en saillie vers la partie dorsale).

Mésenchyme lacuneux refoulé dorsalement (g.) par le développement des sacs coelomiques (dr.) Régularisation des lacunes, au bord dorsal des sacs en un sinus marginal (branche du vaisseau dorsal double), et dans les cloisons en vaisseaux transverses. Cuticule assez épaisse. Élécocytes anciens dans les cavités coelomiques.

Fig. 17. — Coupe sagittale médiane de la partie dorsale du même bourgeon.

(Correspondant à 13 sauf le grossissement moitié).

Cette partie dorsale du bourgeon moins saillante que la ventrale. Épiderme et épithélium intestinal bien limités. Mésenchyme lacunaire. Pas encore de mésoderme. Cependant faisceaux musculaires transverses et longitudinaux. Basale et couche transverse continues entre les parois somatique et splanchnique.

Fig. 18, 19, 20 ; 23, 24. — Coupes sagittales du même bourgeon au bord ventral des champs latéraux (entre 15 et 16), région des Néphridies et des Corps sétigères ventraux.

Pas de limite (sauf des fragments du faisceau musculaire ventral bordant), notamment des filaments entre l'épiderme et les cloisons. Cuticule assez épaisse.

18, 19, 20. — Néphridies (18) ; dans le mésoderme, à la face antérieure et au bord extérieur d'une cloison à peine indiquée par le clivage, près d'une

lacune se régularisant en vaisseau annulaire, une grande cellule ; à la cloison précédente, même ébauche avec un petit cordon cellulaire à son bord externe. (19, 20) ébauche de pavillon, en pile de cellules plates ; cordon encore rectiligne, appuyé contre le bord externe du sac coelomique suivant, et se perdant dans les amas sous-épidermiques.

23, 24. — Bulbes sétigères ventraux, contre les cordons néphridiens, entre les amas sous-épidermiques ; (23) avec soies naissantes, (24) plus avancé.

Fig. 21. — Néphridie avancée.

D'un côté de la cloison, pavillon comme précédemment ; de l'autre, cordon en anse postérieure, ayant pénétré dans le sac, en refoulant l'épithélium péritonéal qui lui forme revêtement.

Fig. 22. — Coupe d'un fragment de cordon néphridien avancé.

Creusement d'un canal intracellulaire.

Fig. 25. — Coupes sagittales de la paroi somatique à 2 niveaux.

Apparition de la basale contre des faisceaux circulaires à travers des prolongements de cellules épidermiques.

Lumbriculus variegatus.

Pl. IV. — Fig. 26. — Coupe sagittale de la bande germinale.

Grandes cellules, notamment grandes cellules transversales du mésoderme (g) ; prolongements de ces cellules en disposition pennée.

Aricia Mülleri.

Pl. V. — Fig. 27, 28, 29. — Coupes sagittales de la partie ventrale d'un bourgeon jeune : 27 médiane, 28 semi-latérale, 29 latérale.

Masse profonde uniforme. Dans le plan médian (27) pas de métamérisation, et limitation précoce du névraxe avec cordon fibrillaire, par rapport à la masse profonde. Dans le plan latéral (29) pas de limite entre l'ectoderme et le mésoderme ; passage (28, 29) dans la masse profonde entière, de filaments ectodermiques ébauchant la métamérisation. Sinus périentérique.

Fig. 30, 31, 32. — Coupes sagittales d'un bourgeon plus avancé : 30 médiane, 31 semi-latérale, 32 latérale.

Latéralement (32) la masse profonde et l'épiderme sont mal délimités entre eux. Métamérisation nulle dans le plan médian (30) ; les masses segmentaires, découpées latéralement (31, 32) par les faisceaux transverses, sont encore pleines. Sinus périentérique (atteint tangentiellement 32) et sinus

des cloisons (31, 32). Long pygidium, bordé par une ligne de divergence élevée, mais en cupule par la pénétration profonde du mésoderme (30); sphincter pygidial traversé par des prolongements épidermiques. Epithélium intestinal nouveau cilié.

Cirratulus.

Pl. VI. — Fig. 34. — Coupe sagittale médiane, d'un très jeune bourrelet ventral.

La masse profonde est en continuité avec l'ectoderme, et celui-ci avec l'épiderme ancien, tandis que le tissu nouveau est bien distinct de l'épithélium intestinal ancien, simplement accolé. Cordon fibrillaire nerveux dans l'ectoderme. Creusement de lacunes mésenchymateuses. La partie compacte située sous l'ectoderme formera le mésoderme encore indistinct du mésenchyme.

Fig. 33. — Coupe sagittale et latérale de la partie ventrale d'un bourgeon plus avancé.

Bande mésodermique, se creusant en sacs nets, refoulant le mésenchyme vers l'intestin, en englobant une partie entre les sacs pour les futurs vaisseaux transverses. Sacs formant empreinte dans l'ectoderme avant qu'une annulation extérieure apparaisse.

Nerine cirratulus.

Pl. VI. — Fig. 35. — Coupe sagittale médiane de la partie ventrale du pygidium.

Inclinaison des cellules divergentes accentuées au point d'être tangentes à la surface; sphincter assez court, et cupule pygidiale par envahissement de la masse profonde.

Phyllodoce maculata.

Pl. VI. — Fig. 36, 37. — Coupes sagittales de la partie ventrale d'un bourgeon: 36 médiane, 37 latérale.

36. Différenciation nerveuse de l'ectoderme; cordon fibrillaire. Masse profonde médiane très mince et non métamérisée. Divergence ectodermique limitant le pygidium; boucle musculaire correspondant au bord supérieur d'un sphincter pygidial.

37. Faisceau longitudinal ventral limitant l'ectoderme; au milieu la section a dépassé son plan et l'épiderme se continue avec les cloisons.

Fig. 38. — Section sagittale de la bande germinale.

Des filaments issus des cellules ectodermiques (g.) et mésodermiques (dr.) convergent en disposition pennée pour former le faisceau longitudinal ventral.

Nepthys.

Pl. VI. — Fig. 39. — Coupe sagittale médiane de la cicatrice ventrale.

Un épithélium nouveau, prolongement de l'épiderme ancien, et dont la partie marginale se développe en cirre, vient s'accoler au bord resté libre de l'ancien épithélium intestinal, cilié. La poussée profonde se produit entre le corps ancien et le cirre; on voit certaines cellules s'enfoncer en laissant un prolongement engagé dans l'épithélium. Des filaments rabattus tangentiellement limitent rapidement l'épithélium et la masse profonde. A partir d'un point de divergence, les éléments et leurs prolongements sont les uns dirigés en dehors vers le corps ancien, notamment vers le névraxe, les autres inclinés en dedans et au point d'être presque tangents à la surface (future limite du pygidium), pour aller passer à travers le sphincter. Des sinus sanguins, probablement débris de vaisseaux sectionnés par l'amputation.

Pl. VII. — Fig. 40, 41, 42. — Coupes sagittales de l'extrémité d'un bourgeon : 40 médiane, 41 semi-latérale, 42 latérale.

Au delà des faisceaux musculaires, aux bords des champs latéraux (sommet de 42) pas de limite entre l'ectoderme et la masse profonde. Métamérisation nulle dans le plan médian (40); produite latéralement par les faisceaux transverses, latéraux et intersegmentaires (42); (41 et 42) à l'exception des corps sétigères, la disposition de la masse profonde avec cavités coelomiques est confuse. (40) différenciation nerveuse de l'ectoderme ventral, avec cordon fibrillaire se prolongeant dans le cirre; cellules fibreuses perpendiculaires dans le plan médian du névraxe. Sinus médians contre l'intestin (40), et sinus transverses dans les cloisons (41, 42). Divergence avec forte inclinaison des cellules pour la limite pygidiale (40, 41, 42); filaments épidermiques passant à travers la partie ventrale du sphincter pygidial (40, 41). (42) acicules dans leur gaine, soies intracellulaires. Epithélium intestinal nouveau cilié (40).

Fig. 43, 44, 45, 46. — Coupes frontales de l'extrémité d'un bourgeon, dans les champs latéraux : 43 dorsale tangentielle à l'intestin, 44 par le milieu de l'intestin, 45 vers le bord ventral de l'intestin, 46 par un plan ventral à l'intestin.

Aux champs latéraux l'ectoderme est déjà limité par une basale. Sur le côté sacs célomiques nets (44), mais plus ventralement effacement (45) et même disparition (46) des parois internes; dorsalement (43) probablement mésenchyme avec cellules fusiformes infléchies. Faisceaux transverses des cloisons (vus en section) peu étendus en dedans (44,45), intersegmentaires aux angles épidermiques (45, 46). Saillies parapodiales; prolifération à leur bord postérieur, même à foyers unicellulaires vers le sommet (45 et surtout 46). Corps sétigères (45, 46): stades très différents aux segments successifs; aux niveaux des métamères, évagination centrifuge dans l'épiderme de la masse profonde (sacs), et invagination centripète dans ceux-ci de bourgeons épidermiques (bulbes) (45 où la coupe passe par l'axe de tous les bulbes au sommet (45, 46) les bulbes); et les sacs sont de moins en moins sortis de la masse correspondante. Dans le corps sétigère le plus avancé (46) l'acicule a sa base engagée dans une grande cellule, prolongée sur les côtés par des filaments vers l'épiderme. A l'extrémité profonde des corps sétigères (46) bouquets de cellules pyriformes, dont les prolongements vont, à la suite des faisceaux transverses, se rattacher aux angles de l'épiderme, et qui d'autre part s'épanouissent et s'infléchissent de chaque côté contre le bulbe voisin pour lui constituer des muscles sétigères. Sphincter pygidial. Epithélium intestinal cilié.

TABLE DES MATIÈRES

	Pages.
INTRODUCTION.....	1
I. CONDITIONS ET EFFETS DE LA RÉGÉNÉRATION.....	4
Historique.....	4
Technique. — <i>Types. Elevage. Multiplicité des individus. Sectionnement.</i>	10
Résultats.....	14
Degrés de la Régénération. — <i>Réparation : Cicatrisation, reformation des orifices. Régénération : bourgeonnement ; segmentation ; réintégration</i>	14
Résumé des Observations. — <i>Allolobophora fetida, Lumbricus herculeus, Lumbriculus variegatus, Tubifex rivulorum ; Capitella, Cirratulus, Aricia Mülleri, Spiophanes bombyx, Nerine cirratulus, Phyllodoce maculata, Eulalia viridis, Typosyllis hyalina, Nephtys, Nereis pelagica, Hediste diversicolor</i>	16
Réalité et intensité de la Régénération.....	24
Régénération caudale. — <i>Niveau de la section : limite. Arrêt dans la production d'anneaux</i>	28
Régénération céphalique. — <i>Niveau de la section : limite. Nombre d'anneaux régénérés</i>	31
Régénération céphalique et caudale.....	38
Hétéromorphose.....	39
Scissiparité artificielle.....	40
Régénérations successives.....	43
Sections obliques.....	44
Sections longitudinales terminales.....	45
Sections intermédiaires.....	46
Bourgeonnement latéral.....	46
Anomalies.....	48
Vitesse de Régénération. — <i>Niveau de la section. Comparaison des Régénérations caudale et céphalique. Régénérations successives. Individus. Espèces. Température et Saison</i>	50
Complément.....	54
II. DÉVELOPPEMENT DU BOURGEON DE RÉGÉNÉRATION CAUDALE.....	56
Historique.....	56
Technique. — <i>Bourgeon. Types. Traitement. Coupes. Optique</i>	63
Résultats.....	66
Cicatrisation.....	66
Reformation de l'anús.....	66

Prolifération	71
Division cellulaire... ..	71
Non participation des amibocytes.....	71
Origine ectodermique.....,.....	72
Ebauches	75
Paroi épithéliale	75
Masse profonde	76
Bande germinale.....	77
Mésenchyme.....	80
Délimitation des ébauches.....	81
Métamères et Coelome.....	86
Bourgeon.....	91
Pygidium.....	94
Organes.....	97
Système nerveux.....	97
Muscles	102
Vaisseaux.....	110
Péritoine et ses dérivés.....	112
Néphridies.....	113
Corps sétigères	115
Résumé	119
Comparaison des Développements ordinaire et régénératif.....	122
Considérations sur les feuillets.....	127
Considérations sur les homologies ontogéniques.....	129
APPENDICE SUR LA TECHNIQUE	131
Immobilisation.....	131
Fixation.....	132
Coloration. — <i>Carmin. Hématéine. Couleurs d'aniline. Colorants divers. Renforcement</i>	134
Coupes en série. — <i>Paraffines. Dissolvants. Récipient. Pénétration : chauffage ; durée. Inclusion. Coupes. Collage</i>	142
Milieux conservateurs.....	151
Milieux intermédiaires. — <i>De l'eau aux essences. Des essences à l'eau. Lavages</i>	151
Conclusions.....	153
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.....	158
EXPLICATION DES PLANCHES.....	167

DEUXIÈME THESE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ :

GÉOLOGIE. — Jurassique et Trias de l'Est du Bassin de Paris.

BOTANIQUE. — Modification de la structure de la Feuille sous l'influence du climat alpin et du climat arctique.

Vu et approuvé :

Paris, le 2 août 1897.

LE DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES,

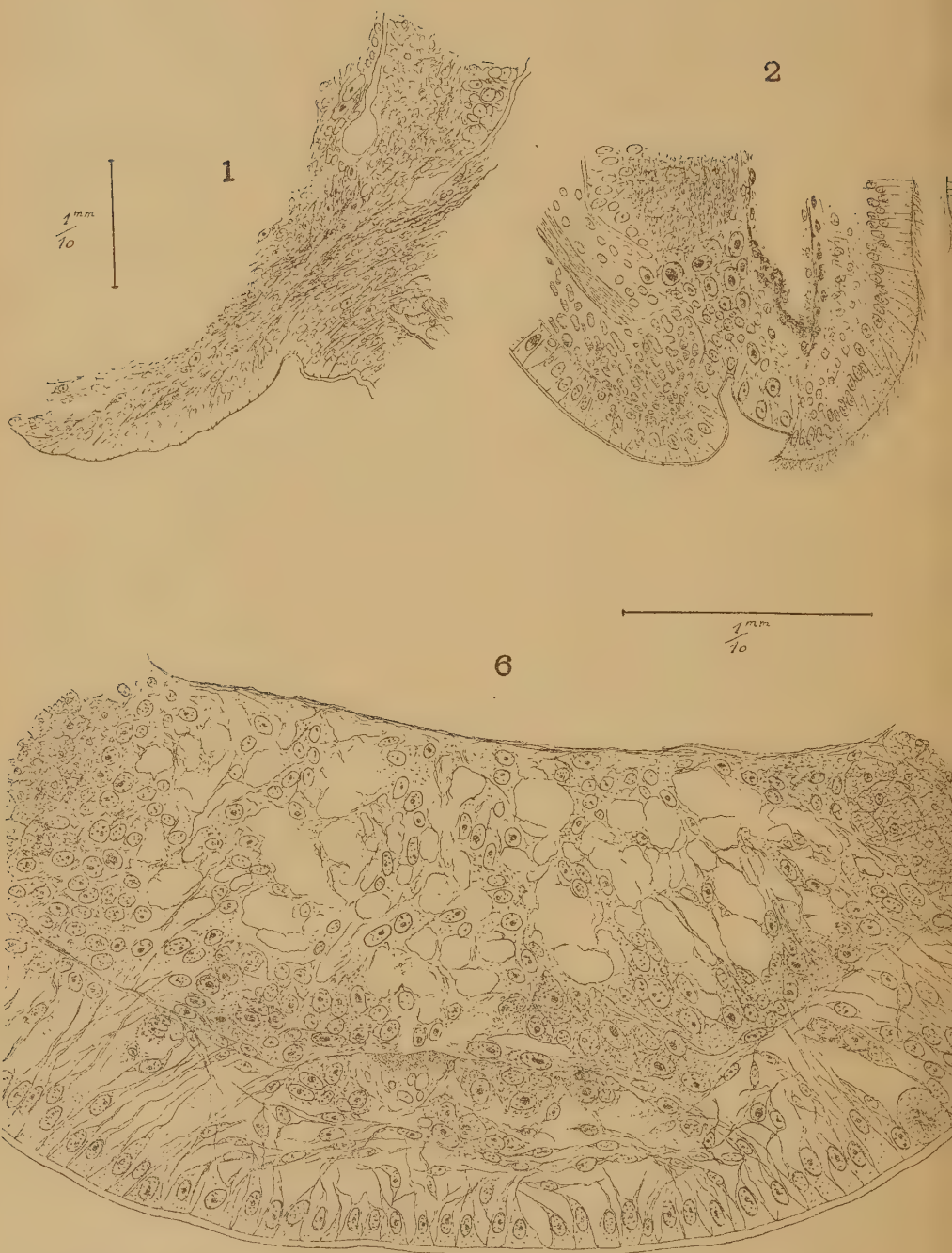
G. DARBOUX

Vu et permis d'imprimer :

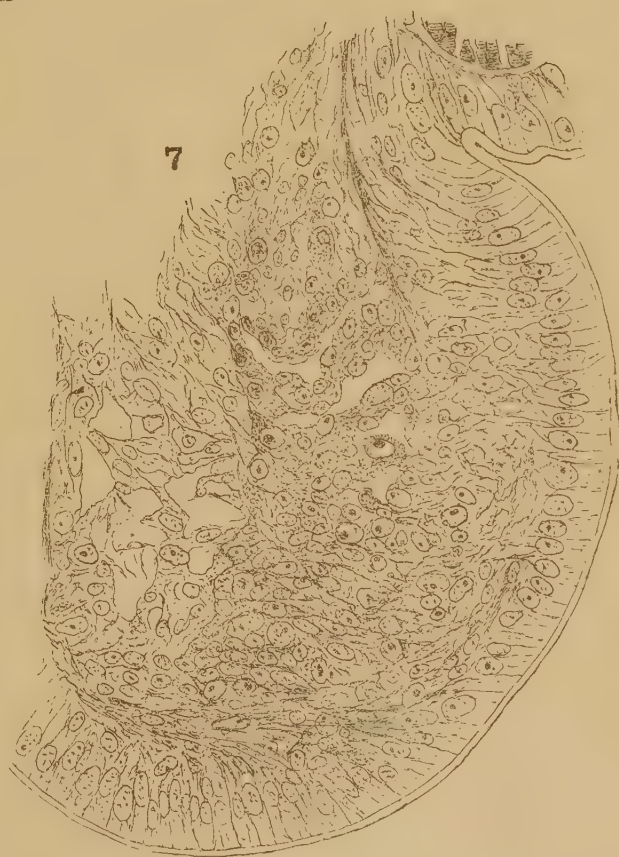
Paris, le 2 août 1897.

LE VICE-RECTEUR DE L'ACADÉMIE DE PARIS,

GRÉARD



A. Michel del.



10



8

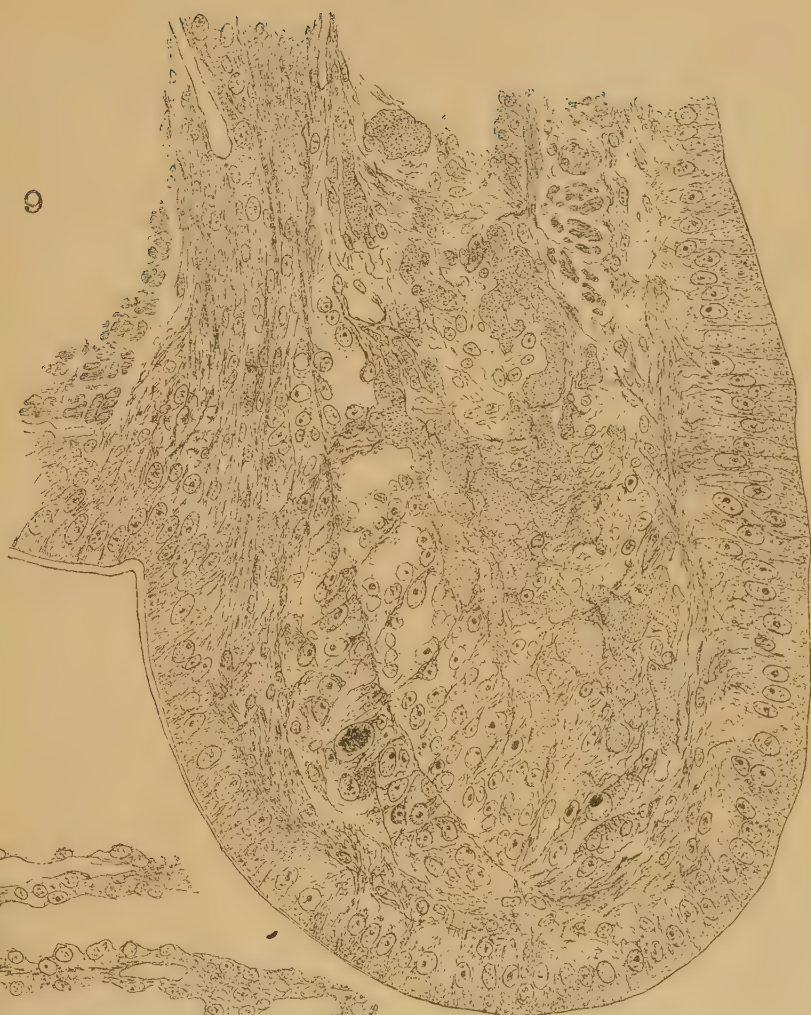


12



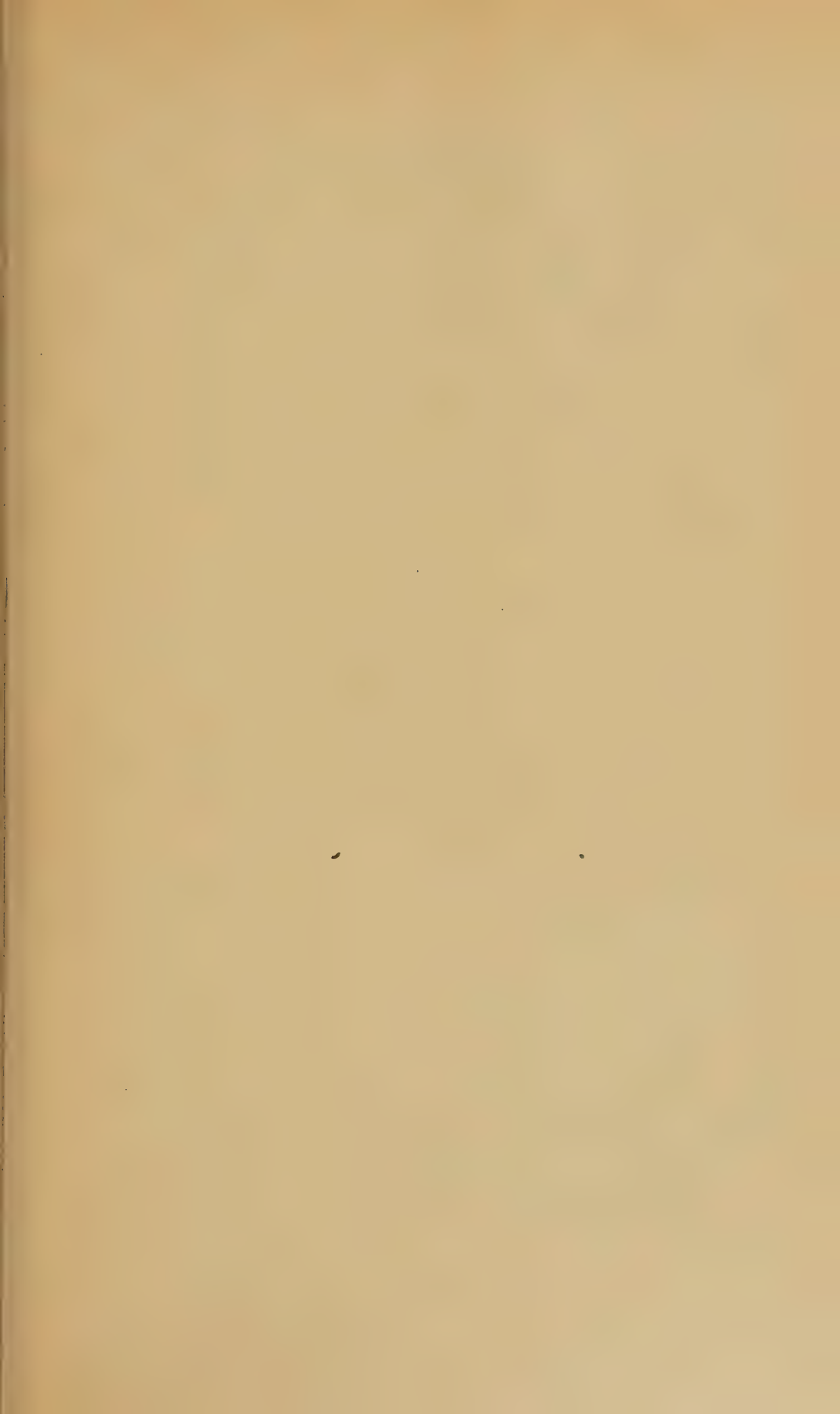
A. Michel del.

8-12, C

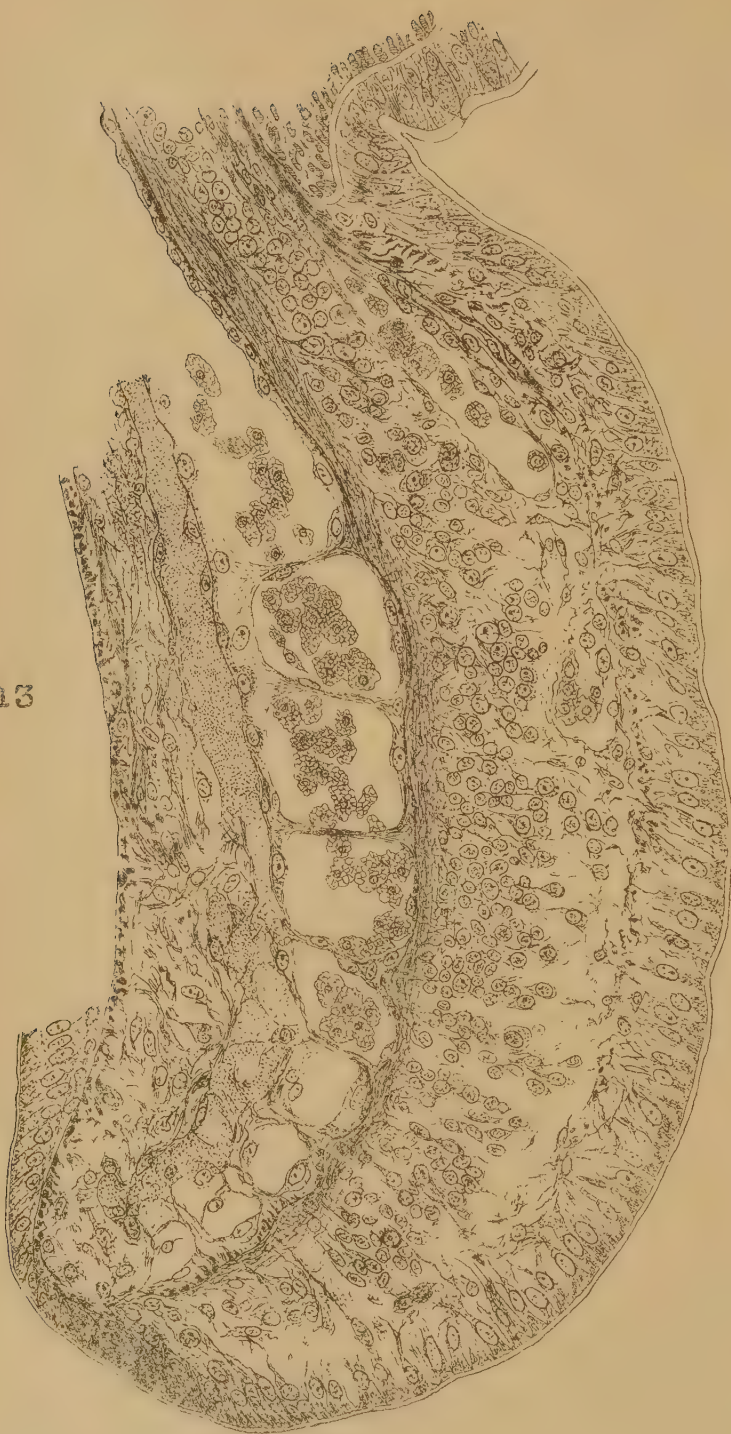


1 mm
10

11

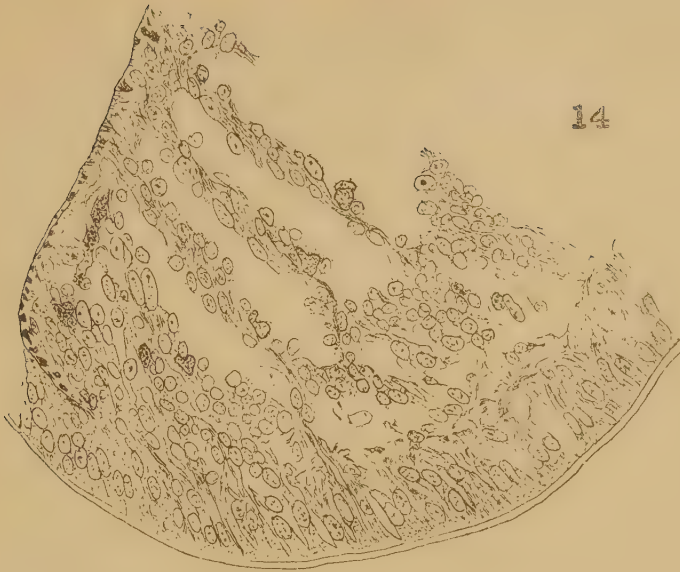


13



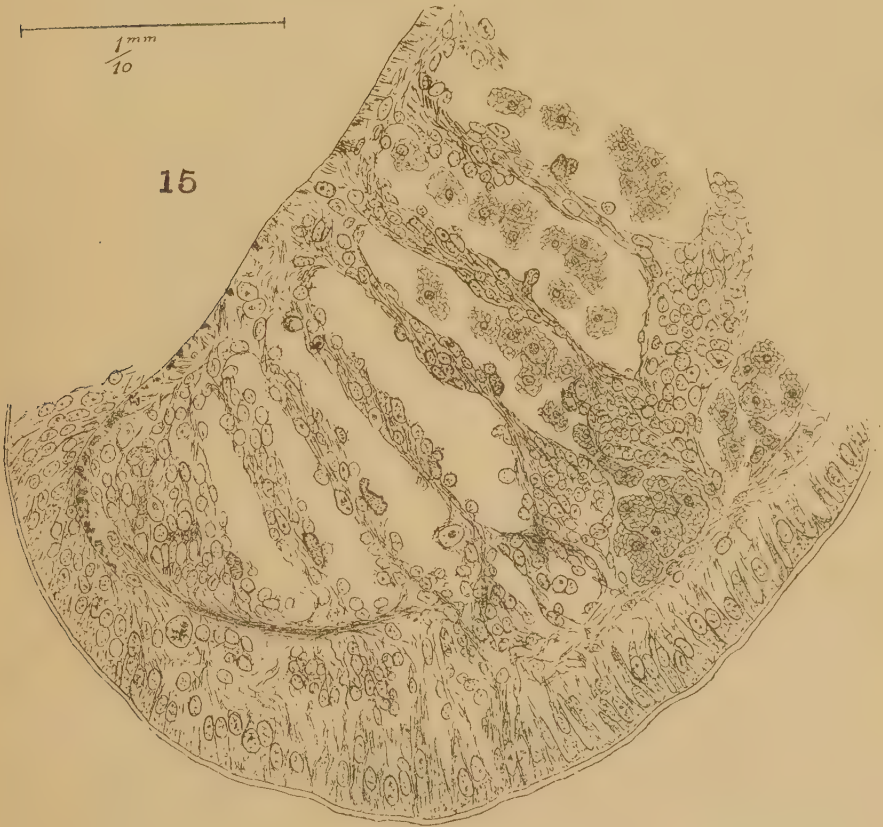
A. Michel del.

13-15. 8

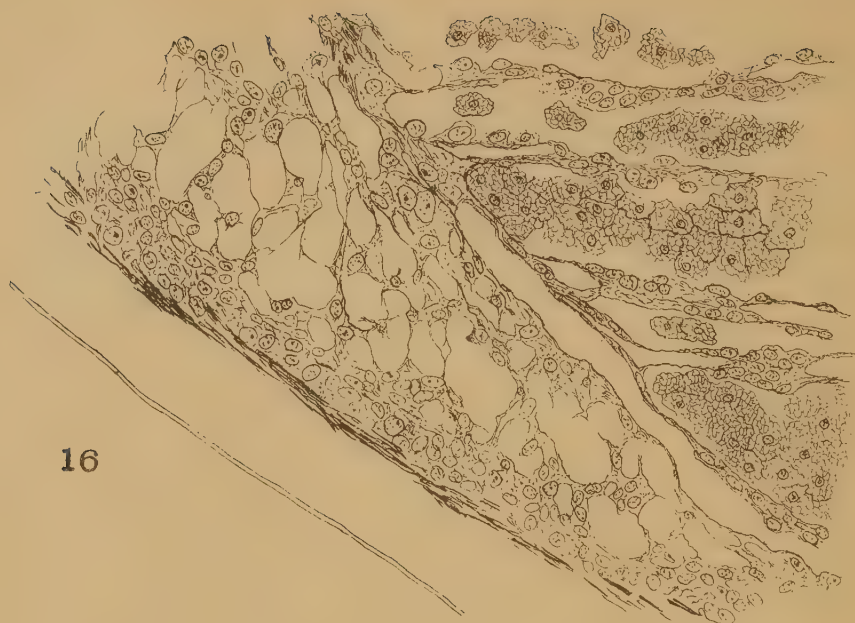


14

1 mm
10



15



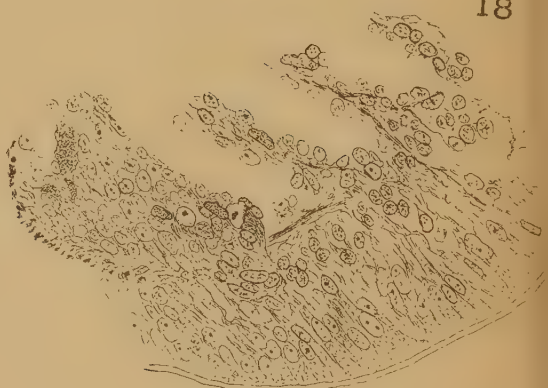
16



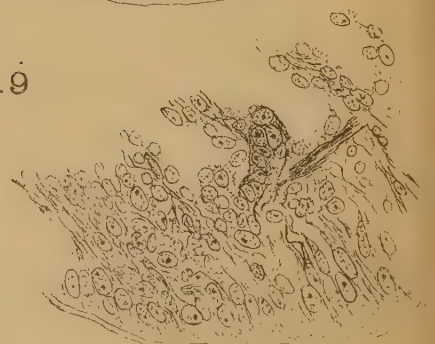
17



18



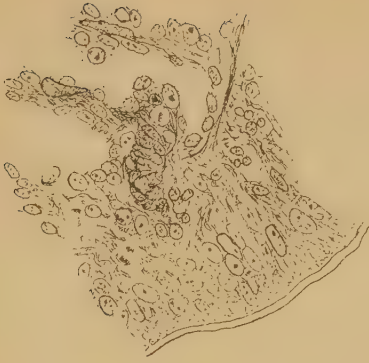
19



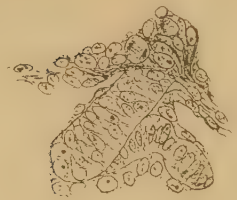
A. Michel del.

16-25. *Allolobophora*.

20



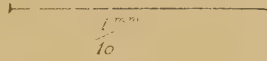
21



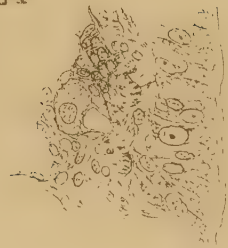
22



23



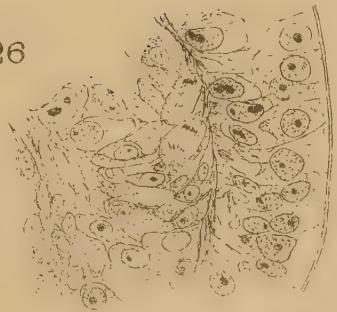
24



25

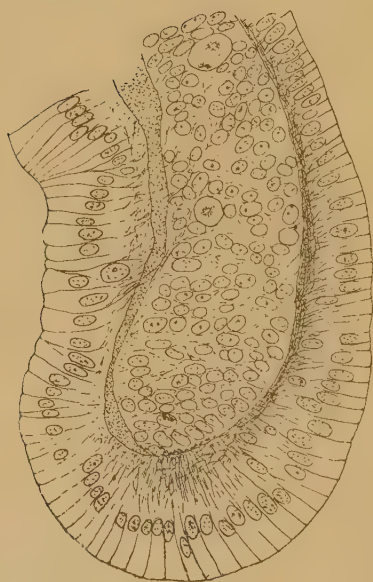


26

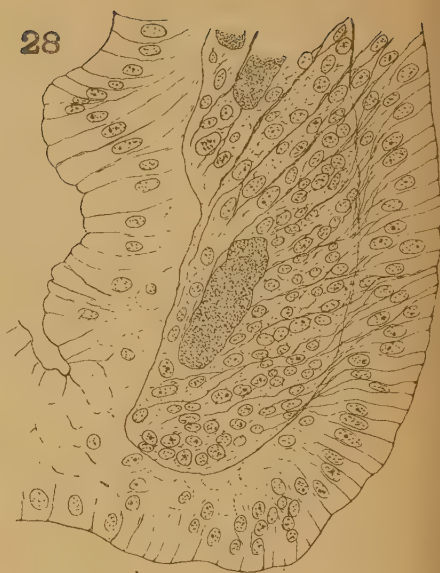




29



27

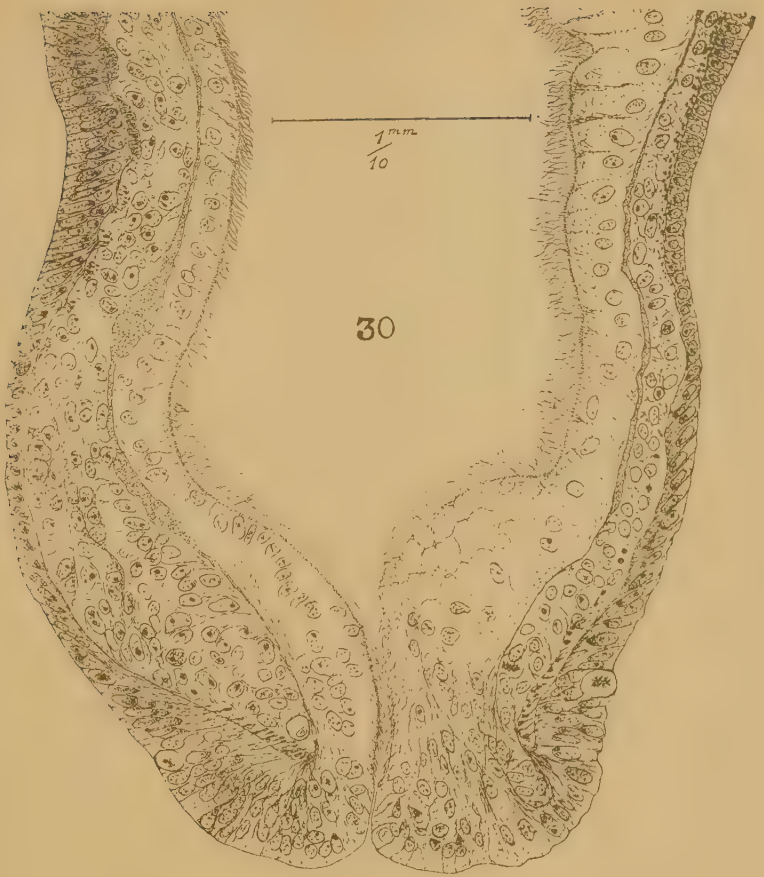


28



31

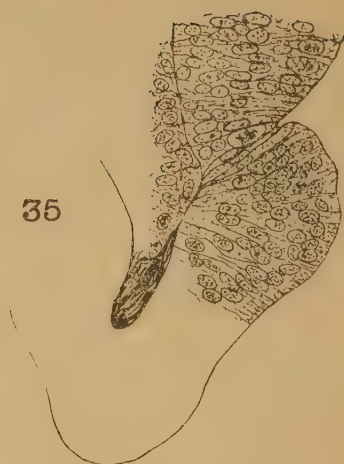
A. Michel del.



32



33



35



34

A. Michel del.

33-34, *Girratulus*.

35, *Verine*.



39



37



36



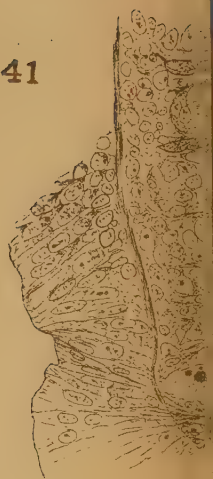
38

36-38. *Phyllodoce*.

39. *Nephthys*.



41



43



46



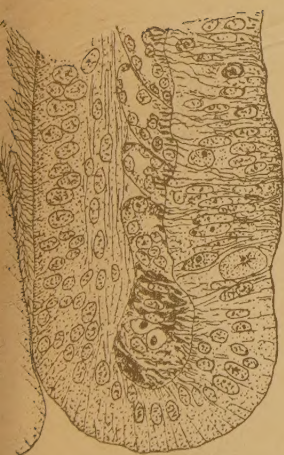
A. Michel del.

40-46.

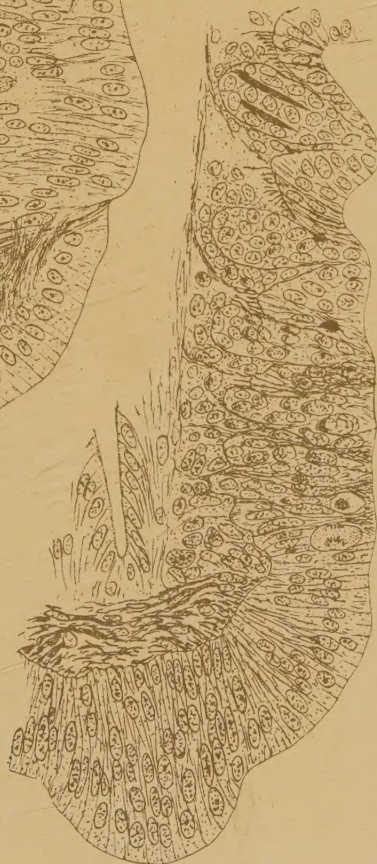


42

44



45



1 mm
10

